БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXIII

4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1938 ЛЕНИНГРАД

Ботанический Журнал СССР т. 23 (1938) № 4

СОДЕРЖАНИЕ

Journal Botanique de l'URSS Tome 23 (1938) No 4

SOMMAIRE

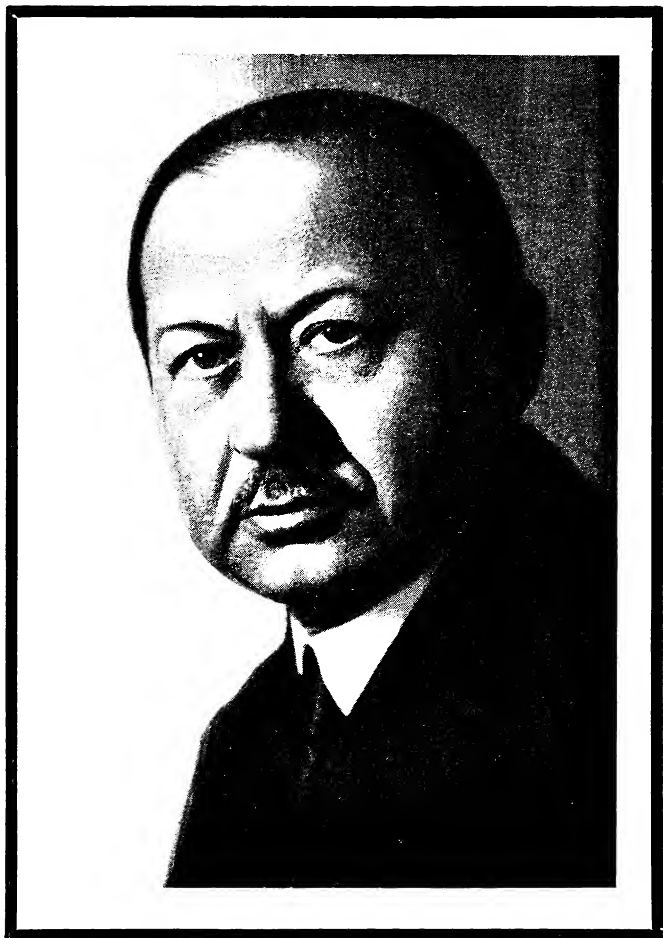
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ТОМ XXIII

4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1938 ЛЕНИНГРАД



Акад. ВУАН В. Н. Любименко.

14 сентября 1938 г. исполнился год, как не стало Владимира Николаевича Любименко. В лице В. Н. редакционная коллегия „Ботанического журнала СССР“ потеряла одного из деятельнейших своих членов, много времени отдававшего просмотру статей по физиологии растений и биохимии, бережно и чутко относясь к авторам, внимательно выправляя вкравшиеся в работы недочеты.

Владимир Николаевич Любименко являлся одним из членов-учредителей Русского Ботанического Общества (ныне Государственного Ботанического Общества), основанного съездом представителей русских ботанических учреждений 20—21 декабря 1915 г.

Перу Владимира Николаевича принадлежит ряд статей, помещенных в журнале Ботанического Общества, затем в Ботаническом журнале СССР. Не раз В. Н. выступал также с докладами и в прениях на общих собраниях и на заседаниях комиссий Ботанического Общества.

С 1932 г. Владимир Николаевич состоял членом редакционной коллегии Ботанического журнала СССР.

Широкая ботаническая общественность не только высоко ценила Владимира Николаевича как крупного, разностороннего советского ученого, оригинального исследователя, педагога и активного общественника — она искренне любила В. Н. как обаятельного человека за его исключительную отзывчивость, доброту и чуткое отношение к людям.

В лице Владимира Николаевича страна наша потеряла выдающегося ученого, глубоко образованного ботаника, обладавшего, на ряду с исключительной научной эрудицией, крупными организационными способностями; она потеряла горячего советского патриота, всегда чутко относившегося ко всем проявлениям нашей государственной жизни, ко всему тому, что радовало и печалило нашу великую социалистическую родину.

Редакция.

ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ ЛЮБИМЕНКО

Биографический очерк

Владимир Николаевич родился 5 (18) января 1873 г. в селе Вейделевке, Валуйского уезда, бывш. Воронежской губ., в семье конторщика. Первоначальное образование он получил дома. В 1886 г. поступил в Харьковское земледельческое училище, которое окончил по первому разряду в 1892 г. Уже в годы отрочества В. Н. проявлял большой интерес к жизни природы, с увлечением читал книжки по естествознанию и мечтал посвятить себя науке. Но по недостатку средств ему после окончания Земледельческого училища пришлось служить два года агрономом, и лишь в 1894 г. он поступил в Петербургский лесной институт, который окончил в 1899 г. с золотой медалью, полученной им за сочинение «Об отложении кристаллов щавелекислого кальция в органах цветка». Этим сочинением В. Н. дебютировал на поприще исследователя. Кафедра лесоводства оставила его для подготовки к профессорскому званию, но, стремясь пополнить свои научные знания, он поступил на физико-математический факультет б. Петербургского университета, который окончил в 1902 г. с дипломом первой степени.



В. Н. Любименко (Никитский ботанический сад. 1910 г.).

В 1903 г. В. Н. получил летнюю научную командировку в Бонн к проф. Страсбургеру, у которого он работал по цитологии растений на тему «О делении ядра в материнских клетках пыльцы и зародышевых мешков *Nympheaceae*». Летом 1904 г. он был откомандирован в Париж в Сорбонну к проф. Бонье, у которого разрабатывал физиологическую тему: «Фотосинтез у светолюбивых и теневыносливых древесных пород».

На родину В. Н. возвратился уже вполне сложившимся ученым. В 1905 г. Лесной департамент, к которому он был прикомандирован, направил его во Францию для исследования вопроса о тенелюбии и светолюбии лесных древесных пород. Эта командировка, в виду интереса работ В. Н., была затем продолжена до 1908 г.

Возвратившись в Россию, В. Н. был назначен ботаником в Никитский ботанический сад, где он с исключительной энергией организовал ботаническую лабораторию. В 1909 г. он сдал магистерские экзамены при Харьковском университете, а в следующем году защитил при Петроградском университете магистерскую диссертацию на тему: «Содержание хлорофилла в хлорофилльном зерне и энергия фотосинтеза».

В 1912 г. Академия Наук присудила В. Н. Бейтензоргскую стипендию, на средства которой он в следующем году совершил научное путешествие в Австралию и на острова Малайского архипелага (Целебес, Ява, Суматра). В том же году ему была присуждена премия им. Ахматова за выполненное совместно с Н. А. Монтеверде исследование по хлорофиллу.

В начале 1914 г. В. Н. был приглашен в б. Ботанический сад Петра I (теперь БИН) на должность старшего консерватора. Здесь же ему было поручено заведывание лабораторией физиологии. К этому периоду относится его большая работа по подготовке к докторской диссертации на тему: «О превращении пигментов пластид в живой ткани листа», которую он защитил в Петроградском университете в марте 1917 г. В это же время В. Н. начал заниматься и педагогической работой. Его лекции, строившиеся на демонстративном материале, пользовались у студентов всегда большим успехом: он читал с увлечением, богато иллюстрируя свою мысль образными сравнениями, сопоставлениями, примерами. Он вел курсы ботаники во многих высших учебных заведениях. В 1915 г. он читал специальный курс: «Физиологическая и биологическая роль света в жизни растений» в Петроградском университете. В 1916 г. он был приглашен на должность профессора ботаники на Высшие географические курсы, преобразованные впоследствии в Географический институт, и на Высшие курсы им. П. Ф. Лесгафта (потом Институт физического образования). С 1922 г. он читал курс биологии растений в Петроградском университете, и в том же году был избран профессором на кафедру ботаники в Химико-фармацевтический институт. С 1929 г. он читал курс ботаники в Военно-медицинской академии, который и вел до 1935 г. В последнее время В. Н. всецело посвятил себя научному творчеству.

В. Н. возглавлял многие научно-исследовательские институты и лаборатории. Он руководил Ботаническим отделом института им. Лесгафта и на протяжении 20 лет состоял директором Ботанического музея этого института. С 1920 г. он был избран заведующим Отделом физиологии растений Главного Ботанического сада; в 1936—1937 гг. он возглавлял ботанические работы в Рентгенологическом институте; с 1929 г. работал по организации лаборатории в Украинской Академии Наук. В 1922 г. Академия Наук СССР избрала его своим членом-корреспондентом, а в 1929 г. он был удостоен звания действительного члена Академии Наук УССР.

Ученик проф. И. П. Бородина, ученого с большим научно-творческим размахом, В. Н. никогда не замыкался в узкие рамки своей специальности, не зарывался в работу кабинетного ученого-теоретика, но много работал и в области прикладной науки. В 1928 г. Наркомпрос Украины поручил ему организацию в Харькове института прикладной ботаники, а годом раньше он был избран членом сельскохозяйственного ученого комитета Украины по кафедре ботаники. Но и как ученый-теоретик он пользовался большой известностью и в Европе и в Америке. В 1923 г. он был представителем Академии Наук СССР на Международном конгрессе по охране памятников природы (Париж), где прочел доклад: «О заповедниках СССР», а в 1926 г. получил персональное приглашение сделать доклад на Международном Ботаническом конгрессе в Америке (Итака), для чего избрал тему «О хлорофилле и генезисе фотосинтетического аппарата растений».

Владимир Николаевич скончался в ночь на 14-е сентября 1937 г. в возрасте 64 лет, из которых 40 лет отдал научному творчеству. В списке[1] его трудов значится 200 названий оригинальных исследовательских работ. Он напечатал курс общей ботаники (1923 г.), более чем в 1000 страниц, вышедший во французском переводе (1927 г.). Его перу принадлежит более 10 талантливых популярных книг по ботанике.[1] В. Н. был членом многих ученых объединений, из которых назовем Американскую генетическую ассоциацию, членом-корреспондентом Американского общества физиологов, действительным членом Линеевского общества в Лионе, действительным членом Ленинградского общества естествоиспытателей, Русского, затем Государственного Всероссийского Ботанического Общества и Государственного географического общества.

В жизни Владимир Николаевич был всегда внимательным и чутким человеком. Он долго будет жить в науке, в своих трудах и в памяти людей, встречавшихся с ним на жизненном пути.

В. С. Стеблин

[1] Полный список трудов В. Н. Любименко приводится в специальном номере «Трудов отдела экологии Ботанического института Академии Наук СССР», в «Советской ботанике», в посвященном ему Академией Наук УССР посмертном сборнике и в иностранных журналах.

ТОМ 23 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1938 № 4
TOME 23 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1938 № 4

Владимир Николаевич ЛЮБИМЕНКО как ученый

Владимир Николаевич Любименко был крупным биологом и разносторонним ботаником. Его перу принадлежит свыше 200 научных работ, напечатанных как в русских, так и в заграничных изданиях. Научно-исследовательская работа начата В. Н. в то время, когда он был студентом Лесного института. В 1901 г. им была опубликована работа: «О спящих почках». Затем были напечатаны три его работы по флористике. После заграничной командировки в Бонн, где В. Н. работал у проф. Страсбургера, им были выполнены и напечатаны совместно с французским ботаником Maige три статьи по цитологии растений.

С 1905 г. вся научно-исследовательская деятельность В. Н. Любименко обращена в сторону физиологии растений. Научное творчество В. Н. охватывает следующие основные проблемы:

1. Изучение пигментов пластид и физиологии пластид — 44 печатных работы. Первая работа касается зеленения хвойных в темноте. Исследователем установлено, что у этих растений в темноте накопляется меньше хлорофилла, чем на свету. В 1906 г. было открыто присутствие протохлорофилла в оболочках семян тыквенных, и с этого времени исследовательская работа В. Н. над пигментами пластид низших и высших растений продолжалась до самой его смерти, частью единолично, частью в сотрудничестве с другими лицами. Самым крупным исследованием этого раздела является работа о превращениях пигментов пластид в живой ткани растений. Все более и более углубляясь в изучение пигментов, расширяя методику изучения их, освещая добытые опытом и наблюдениями факты новыми мыслями и обобщениями, В. Н. дал новое представление о пигментах в растительном мире. Открыв протохлорофилл в оболочках семян тыквенных, где этот предшественник хлорофилла встречается в количестве, достаточном для химического анализа, В. Н. установил две фазы в синтезе хлорофилла живыми клетками: первая — темновая фаза образования протохлорофилла и вторая фаза — световая — превращение протохлорофилла в хлорофилл. Это открытие служит ярким доказательством необычайно тонкой наблюдательности и большой точности в технике опыта. В дальнейшем В. Н. Любименко были определены количественные соотношения между хлорофиллинами и каротиноидами в пигментной системе хлорофиллов, а также дана рациональная классификация красных, оранжевых и желтых пигментов хлоропластов, и открыто большое количество новых пигментов в этой группе. Определено также количество хлорофилла более чем у шестисот видов растений разных географических широт, и установлена географическая закономерность в процессе накопления хлорофилла.

Применение точного количественного учета хлорофилла позволило В. Н. Любименко перейти к исследованиям генетического характера и установить закономерность в наследовании количества хлорофилла у нормально зеленых рас. Открытие растворимой в воде коллоидно-белковой формы хлорофилла натолкнуло В. Н. на мысль о химической связи хлорофилла с белками пластид. Построенная им на этом основании заманчивая гипотеза не подкреплена еще достаточным экспериментальным материалом и носит пока характер рабочей гипотезы, ожидая будущих исследователей.

Занимаясь исследованием низших организмов, В. Н. Любименко открыл ликопин и ликопиноиды у пурпурных бактерий, дал первое количественное определение хлорофилла у водорослей разной окраски и фикоэритрина у красных водорослей. Изучая сапрогенные и древние морские илы Сарматского моря, В. Н. нашел в них ископаемые новые формы хлорофилла. Ряд очень интересных работ дал В. Н. по вопросу о закономерности влияния температуры на зеленение, о физиологическом сходстве осеннего пожелтения листьев и созревания плодов по характеру превращения пигментов пластид.

В связи с изучением пигментной системы пластид стоят работы В. Н. Любименко по физиологии пластид и методические исследования по выработке наиболее удобного метода количественного определения пигментов пластид. Этим темам посвящено 5 специальных работ. Здесь на ряду с большой глубиной научного подхода и крупными способностями в технике эксперимента В. Н. проявил также и талант изобретателя. Помимо выработки спектроколориметрического метода определения минимальных количеств красящих веществ с ясными полосами поглощения, В. Н. сконструировал несколько оригинальных приборов, из которых главным является спектроколориметр, первоначально сделанный В. Н. совместно с Н. А. Монтеверде и затем значительно усовершенствованный одним В. Н.

Кульминационным пунктом исследования пигментов были докторская диссертация В. Н. «О превращении пигментов пластид в живой ткани растения» (1917) и монография «Окраска растений» (1924).

2. Второй раздел научно-исследовательских работ В. Н. касается изучения собственно фотосинтеза и накопления сухой массы. Этим проблемам посвящена 31 работа, из которых самым крупным исследованием является «Содержание хлорофилла в хлорофильном зерне и энергия фотосинтеза» (1910). Кроме того, В. Н. издана монография: «Материя и растение. Синтез органического вещества в растительном мире» (1924). В переработанном виде та же монография издана в 1933 г. на украинском языке.

Важнейшими научными достижениями этого цикла работ В. Н. Любименко являются: установление светового порога для фотосинтеза по напряженности света; выявление приспособленности светолюбивых и тенелюбивых растений — в пластидном аппарате, именно в концентрации хлорофилла и величине пластид (то и другое увеличивается с повышением приспособленности к слабому свету); установление закономерности между энергией газового обмена и количеством хлорофилла; установление специфических отличий в использовании красных и синих лучей в фотосинтезе у светолюбивых и тенелюбивых растений; установление сложной закономерности между энергией фотосинтеза и накоплением сухого вещества при белом свете различной напряженности и в цветном свете. Завершением работ по фотосинтезу является новейшая ценная сводка «Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире» (1935).

17 работ, сделанных частью в сотрудничестве с учениками, посвящено вопросу о специфическом действии света на усвоение готовых органических веществ. Здесь В. Н. Любименко с достаточной полнотой и ясностью установлено влияние света на усвоение органических веществ при прорастании семян, луковиц, развитии плодов и семян; влияние различной напряженности света на прорастание семян, а также влияние света на спиртовое брожение.

Исследование пигментов пластид и физиология их, а также изучение процесса фотосинтеза и накопления сухой массы были краеугольным камнем всей научной деятельности В. Н., и работы по ним, начатые в 1905 г., не прекращались до самой его смерти.

3. С 1922 г. В. Н. в сотрудничестве с О. А. Щегловой приступил к разработке вопросов физиологии индивидуального развития высших растений. Работа продолжалась до конца жизни В. Н. Особенно его интересовали вопросы фотопериодизма. По этим вопросам им было опубликовано 10 статей.

Кроме этих проблем, В. Н. было уделено много внимания изучению физиологических условий образования и накопления эфирных масел и алкалоидов. Ему первому удалось показать прямое влияние света на образование эфирных масел, независимо от накопления углеводов. Особенно большое значение В. Н. придавал выдвинутому им положению, что эфирные масла не есть отбросы усвоения органических веществ живой протоплазмой, а продукты специального «побочного» обмена веществ, не связанного с основным процессом питания и роста. Алкалоиды, подобно эфирным маслам, также являются продуктами «побочного» обмена веществ; они накапливаются особенно обильно при углеводном голодании. По мнению В. Н., алкалоиды могут использоваться как азотосодержащие соединения при недостатке минерального азота.

Около 25 исследований В. Н. проведено и напечатано по различным физиологическим вопросам, а именно: по дыханию прорастающих и созревающих семян, влиянию засоления почвы на развитие древесных пород в степной черноземной полосе и т. д.

Глубокий исследователь в области научной теории, В. Н. Любименко отнюдь не терял из виду и запросов практики сельского хозяйства и промышленности, соприкасающихся с его специальностью. С 1930 г. он являлся председателем бригады Ботанического института по реконструкции сельского хозяйства. Здесь он развил большую деятельность. Благодаря его выдающимся организаторским способностям и энергии, удалось создать крепкое ядро специалистов и напечатать в кратчайший срок, под редакцией В. Н., важный для сельского хозяйства справочник «Сорные растения СССР» (три тома). Под его же руководством была подготовлена и напечатана большая сводка «Каучуконосы СССР». До 30 статей и книг научно-прикладного характера В. Н. опубликовано с 1918 г. Из них наиболее крупными являются: «Табачная промышленность в России», «Лекарственные и дубильные растения Таврической губ.», «Чай и его культура в России» и др.

Следует также отметить деятельность В. Н. как популяризатора ботанических знаний. С 1925 г. им опубликовано значительное количество научно-популярных книг: «Сорные растения наших полей»; «Ранние весенние растения»; «Осенние растения»; «Успехи Советской ботаники» и др.

И. Е. Знаменский

С. И. КОКИНА

Влияние различных солей и их концентраций на прорастание семян и развитие всходов саксаула

Из работ Репетекской Пустынной Станции

С 3 рисунками

(Получено 2 II 1937)

Введение

Древесная растительность песчаных пустынь Средней Азии, представляющая собою огромную хозяйственную ценность (топливо, поделочный материал, укрепители подвижных песков, корм и убежище для скота и т. д.), заслуживает к себе огромного внимания и всестороннего изучения как в целях максимального сохранения ее естественных массивов (зарослей), так и в целях возможного увеличения этих массивов путем создания искусственных посевов и посадок.

Характерной особенностью кустарниково-древесной растительности пустыни является исключительная ее приспособленность к данным условиям. Мощное развитие корневой системы, позволяющей черпать влагу из огромного объема хотя бы и значительно иссушенной почвы, а также и из глубоких более увлажненных горизонтов, уменьшение или полное редуцирование листовой пластинки, обеспечивающее меньший нагрев и меньшую транспирацию, высокое осмотическое давление клеточного сока, особенно у растений бугристых песков и их понижений, и накопление в тканях ряда защитных веществ, а также ряд особенностей анатомической структуры ассимиляционных органов и т. д., все это обеспечивает ей значительную устойчивость в период длительной летней жары и засухи (Кокина, 1935).

Поэтому в широко развертываемых ныне озеленительных и пескоукрепительных работах в пустыне безусловно, в первую очередь, должна быть использована местная растительность, как наиболее приспособившаяся к пустынным условиям.

Но если сухость верхних горизонтов песка, местами его значительная засоленность, сухость воздуха и высокие летние температуры, а также подвижность почвенного субстрата не оказывают губительного действия на жизнь взрослых, уже окрепших и приспособившихся растений, то чрезвычайно велико отрицательное действие этих факторов в ранний период развития растений.

Как известно, в годы с очень малым количеством осадков, особенно в весенний период, наблюдается почти полное отсутствие семенного возобновления (всходов) древесно-кустарниковой растительности и, наоборот, в годы с относительно влажной весной (февраль, март, апрель) при наличии нормального плодоношения в предшествующее лето, мы имеем чрезвычайно богатое семенное возобновление всех древесных пород, в том числе черного и белого саксаула.

Но обычно с наступлением более жаркого периода и иссушением верхних горизонтов песка начинается массовая гибель всходов, так что к середине — концу мая их остается незначительный процент, и весьма малое количество выживает до осени.

Таким образом максимальный процент гибели древесных всходов пустыни приходится на первый год их жизни, менее значительный на второй, и уже оставшиеся 2—3-летние всходы обычно выживают (Федоров, 1929; Ольшевский, 1935; Леонтьев, 1935).

Наблюдения также показывают, что количество семенного возобновления и процент выживаемости всходов тесно связаны с микроэкологическими условиями.

Так, лучшее возобновление и бо́льший процент выживаемости солончакового (черного) саксаула обычно наблюдается в древостое — на пятнах рубки и по периферии кроны взрослого саксаула, хуже на открытых площадках в зарослях осоки и на навеянных песках (Ольшевский, 1935). Песчаная осока, по нашим данным (Кокина, 1935), — наиболее сильно транспирирующее растение; поэтому в зарослях ее происходит наиболее быстрое иссушение верхних горизонтов песка.

С другой стороны, мы совершенно не находим семенного возобновления черного саксаула в барханных песках, даже на склонах барханов, вплотную прилегающих к саксауловой долине, куда несомненно в большом количестве заносятся семена, и где условия водного режима песка значительно более благоприятные, чем в долине. Между тем в этих условиях хорошо возобновляются каллигонумы, песчаная акация и песчаный (белый) саксаул. Лучшая выживаемость всходов песчаного саксаула, в противоположность солончаковому, наблюдается в зарослях осоки, хуже на развеянных буграх и еще хуже под кронами саксаула (Ольшевский, 1935).

Все эти факты указывают на то, что для развития и устойчивости всходов древесных пород пустыни, в частности, черного и белого саксаула, помимо фактора влажности песка, подвижности субстрата, притенения и пр., большое значение имеет солевой фактор. Как известно, типичные черные саксаульники приурочены преимущественно к западинам и долинам (к понижениям рельефа) с песчано-уплотненной солончаковой почвой и сравнительно близким стоянием грунтовых вод (4—8 м). Белый саксаул в основном растет в повышениях бугристых песков, где грунтовые воды залегают на значительной (8—15 м) глубине (Дубянский, 1928; Петров, 1933).

По мнению Дубянского, засоление песков играет решающую роль в распределении саксаула, тогда как другие авторы (Петров, 1934, 1935; Алфеев, 1916; Леонтьев, 1935) влиянию солевого фактора не придают сколько-нибудь существенного значения и главным фактором, определяющим распределение черного саксаула, считают условия водного режима почвы и, в первую очередь, связывают с определенной глубиной залегания грунтовых вод. По мнению Петрова, засоленность почвы в местах развития черного солончакового саксаула является только следствием наиболее интенсивно выраженных здесь почвообразовательных процессов благодаря большему количеству опадающей растительной массы. Экспериментальных же данных о роли засоления почвенного субстрата на развитие и выживаемость всходов саксаула совершенно не имеется.

Вследствие исключительной сухости климата некоторая засоленность почвы является непременной принадлежностью пустынь. В зарощенных растительностью долинообразных понижениях засоленность песка происходит главным образом путем выщелачивания солей из опавших ассимиляционных веточек и листьев, о чем свидетельствует наибольшая засоленность его под кронами кустарников и деревьев. Под кронами черного (солончакового) саксаула засоленный и уплотненный горизонт идет на глубину до $^1/_2$—$^3/_4$ м. По нашим данным (Кокина, 1935) количество золы в ассимиляционных ветках солончакового саксаула достигает 31—32%, у чогона — 24%, черкеза — 19%, песчаного саксаула — 17% и каллигонумов — 13% от общего сухого веса. Наиболее низкий процент золы наблюдается в листьях песчаной акации — 7—8% и ветках эфедры — 6—7%.

Общее количество ежегодно опадающих зеленых ассимиляционных веток у черного саксаула, по неопубликованным данным Леонтьева, достигает в среднем 5—8 кг на одно дерево, что при зольности в 30% от сухого веса даст около 1.5—2.0 кг минеральных солей на площадь 4—5 м^2.

Таким образом из всех растительных ассоциаций песчаной пустыни Кара-кум пески в черных саксаульниках являются наиболее засоленными. Однако характер засоления почв в саксаульниках чрезвычайно пестрый — количество солей сильно меняется в горизонтальном и вертикальном направлениях (Дубянский, 1928). Как уже отмечено выше, наиболее сильно выражена засоленность в подкронных участках и наиболее слабо — на открытых площадках между кустами. К сожалению, до сих пор не имеется точных данных характеризующих количественный и качественный состав солей различных участков саксаульников. Между тем эти

данные представляют большой интерес в связи с вопросом семенного возобновления саксаула. Судя по данным Дубянского (1928), почвы черных саксаульников наиболее богаты карбонатами и сульфатами; хлориды содержатся в незначительном количестве. Так, каждые 100 г почвы, взятой между кронами саксаула, содержат в водной вытяжке: HCO_3 0.0682 г, SO_4 0.0055 г, Cl следы, Ca 0.0157 г, Mg 0.0038 г, Na + K 0.02115 г. Всего растворимых солей 0.1147 г.

Так как засоление почвы подкронных бугров происходит преимущественно за счет выщелачивания солей из опадающих ассимиляционных органов, то интересно с этой стороны знать минеральный состав этих органов.

В отношении черного саксаула мы располагаем только данными анализа золы одно-двулетних одревесневших веток (валовой анализ и анализ водных вытяжек), которые были проделаны нами в связи со значением этой золы как удобрительного средства.

Приведем данные анализа водной вытяжки золы веток черного саксаула (*Haloxylon aphyllum*).

	Щелочн. от норм. карбон.	Щелочн. от бикарбон.	Cl	SO_4	CaO	MgO	Сухой остаток	Гигроскопич. вода
В мг на 100 г золы	513	1250	180	3307	63	150	7990	1.84
В миллиэквивалентах . .	17.1	20.5	5.08	66.88	3.01	12.34	—	—

Как видим, в зольном составе тканей черного саксаула сульфаты и карбонаты значительно преобладают над хлоридами, причем, благодаря высокому содержанию натрия и калия (валовой анализ), зола приобретает исключительно высокую щелочность. По накоплению в своих тканях преобладающего количества сульфатов над хлоридами черный (солончаковый) саксаул резко отличается от большинства типичных солончаковых растений, у которых на первом месте оказываются хлориды [Келлер, 1927, 1929; Ильин, 1932; Штокер (Stocker), 1928; Шратц (Schratz), 1936].

Полагаем, что относительное содержание отдельных солей в опадающих ассимиляционных ветках черного саксаула примерно то же, что и в одно-двулетних одревесневших побегах.

Следовательно, между качественным составом солей подкронных бугров черного саксаула и составом золы опадающих ассимиляционных органов находим тесную связь.

В местах с близким стоянием грунтовых вод, которые в пустыне редко бывают пресными, соли благодаря преобладанию одностороннего тока подтягиваются с водой на поверхность почвы и остаются здесь после ее испарения, образуя нередко сплошную корку. Такие места, называемые шорами, за исключением отдельных пятен и окраинных участков, обычно лишены растительности.

Но если и в шорах, как и в остальных участках пустыни, более засоленными являются верхние горизонты почвы, то отсюда следует, что засоленность таких мест гораздо большее значение имеет для прорастания семян и жизни проростков, чем для жизни взрослых растений с глубоко ушедшей корневой системой. Принимая во внимание, что растение в молодом возрасте вообще более чувствительно к избытку растворимых солей почвы (Штокер, 1928), можно сказать, что солевой фактор для распределения растительности в пустыне имеет весьма большое значение, а в некоторых случаях — даже решающее.

Засоленность почвы может влиять на растение с двух сторон. С одной стороны, соль сама по себе в силу своей большей или меньшей ядовитости может оказывать неблагоприятное (токсическое) воздействие на жизненные процессы растений,

понижая устойчивость плазменных коллоидов, причем токсический эффект может проявиться даже в сравнительно малых концентрациях, которые не оказывают еще осмотического воздействия. С другой стороны, засоленность субстрата влечет за собой увеличение концентрации почвенного раствора, или, что то же, увеличение сосущей силы почвы, усиливая тем самым сопротивление отдаче воды в корневую систему растения и вызывая дегидратацию и даже коагуляцию растительных коллоидов. В том и другом случае, в зависимости от природы растений, мы имеем или значительно задержанный рост последних, или же полную возможность роста.

Осмотическое воздействие солей в высоких концентрациях обычно проявляется с самого начала прорастания семени, задерживая процессы его набухания; при этом нередко взошедшее с запозданием молодое растеньице в неокрепшем виде идет под засуху и неминуемо гибнет. Но в данном случае гибель растения происходит уже не непосредственно от солей, а от их косвенного влияния.

Исходя из сущности вредного влияния солевого раствора, можно считать, что основным фактором сопротивляемости растений солевому воздействию является устойчивость их плазменных коллоидов и способность повышать осмотическую концентрацию клеточного сока (Рихтер, 1926; Сергеев, 1935). Увеличение осмотической концентрации клеточного сока необходимо растению для создания перевеса в сосущей силе по сравнению с внешним раствором.

Опыт показывает, что повышения осмотического давления различные растения достигают разными путями. Так, по данным моих исследователей (Кокина, 1935), у солончакового саксаула и чогона (*S. subaphylla*) высокое осмотическое давление, достигающее в летние месяцы 70—80 атмосфер, обусловливается преимущественно накоплением в тканях солевых веществ, заимствуемых из окружающей среды (процент растворимых солей у солончакового саксаула достигает 23 и у чогона — 19), тогда как у песчаного саксаула и черкеза (*S. Richteri*), мало уступающим солончаковому саксаулу по осмотической концентрации клеточного сока, наличие растворимых солей не превышает 7—10%. Анализ показал, что бóльшую роль в их осмотическом давлении играют вещества органического происхождения — сахара, аминокислоты и др. У остальных растений (песчаная акация, каллигонумы, эфедра), обладающих к тому же и значительно менее высоким осмотическим давлением, количество растворимых солевых веществ в тканях ассимиляционных органов чрезвычайно низкое (3—4%). У всех этих растений основными осмотически действующими веществами являются продукты ассимиляции. А между тем нередко все перечисленные выше растения — солончаковый и песчаный саксаул, каллигонум и эфедра, с столь различным солевым содержанием в своих тканях, растут в одних и тех же почвенно-экологических условиях. Следовательно, солончаковый саксаул, чогон и подобные им растения, накопляющие и безвредно переносящие высокие концентрации солевых веществ внутри своих тканей, даже при незначительной засоленности почвенного субстрата, обладают более высокой проницаемостью протоплазматического аппарата для солей, и их плазменные коллоиды являются значительно более устойчивыми к коагулирующему действию минеральных агентов, чем у растений с малым количеством накопляющихся солей, хотя бы и близких к первым по осмотическому давлению. Но у этих растений, под влиянием повышенной концентрации почвенного раствора, проницаемость протоплазмы для солей несомненно увеличивается, что приводит к большему поступлению и накоплению их внутри тканей и гибели растений.

Как известно, типичные солянки (виды *Salicornia*, *Salsola* и др.) являются не только солевыносливыми, но в значительной степени и осмофильными (Рихтер, 1926; Келлер, 1923; Шратц, 1936), давая при некоторой засоленности почвы наиболее пышное развитие. При произрастании на незасоленных местах обычно понижается их общая устойчивость и сокращается период вегетации.

В настоящее время все больше и больше указывают на связь между осмотическим давлением растений и их морозо- и засухоустойчивостью [Максимов, 1929; Туманов, 1931; Вальтер (Walter), 1931; Келлер, 1936, Семакин, 1936]. Одним из способов повышения морозостойкости плодово-ягодных культур, особенно ценных субтропических (цитрусовых и др.), считается внесение

в почву под зиму некоторых нейтральных солей, повышающих осмотическое давление (Келлер, 1936). По данным Семакина, с засолением субстрата увеличивается стойкость растений к почвенной засухе.

Выяснение вопросов солеустойчивости и тесно связанных с ними вопросов засухоустойчивости в отношении кустарниково-древесной растительности пустыни представляет чрезвычайно большой интерес и, прежде всего, для чисто практических-лесоводческих и озеленительных целей. Более близкое знание биологических особенностей культуры, ее поведения в зависимости от того или другого фактора, в частности отношения к качественной и количественной стороне засоления и условиям водного режима почвы даст возможность более сознательно подходить к вопросу выбора отдельных культур при искусственных посевах и посадках в различных экологических условиях.

Для решения этих вопросов до сих пор незаменимым методом является метод вегетационных культур. Только путем искусственного создания определенных условий, путем исключения или введения различных солей в питательную среду, можно подойти к выяснению вопроса о влиянии как отдельных солей и их комбинаций на растение, так и о том, какое количество соли в почве может перенести то или другое растение.

В отношении кустарниково-древесных растений Каракумской пустыни мы считали необходимым, в первую очередь, выяснение следующих вопросов: с одной стороны, исследование влияния различных солей и их концентраций на прорастание семян и развитие проростков важнейших в хозяйственном отношении пород — черного и белого саксаула; с другой стороны, проследить влияние различной степени засоления и увлажнения песка на развитие и устойчивость однолетних всходов различных пород древесных псаммофитов пустыни в течение всего вегетационного периода.

В данной работе излагаются результаты только по первой части вопросов. Весь остальной экспериментальный материал будет изложен в другой нашей статье.

Методика исследований

Для того чтобы решить вопрос об отношении черного и белого саксаула к количественной и качественной стороне засоления почвенного субстрата, в частности, к преобладанию в нем хлоридов или сульфатов, было решено, в первую очередь, провести серию опытов с влиянием этих солей на прорастание семян. По этому вопросу имеются только отрывочные данные М. И. Сусловой (1935), указывающие на сравнительно большую чувствительность семян черного саксаула к засолению поваренной солью (NaCl).

Прорастание семян велось в чашках Петри на фильтровальной бумаге одинакового размера и качества. Семена черного и белого саксаула, очищенные от летучек и тщательно отобранные (отбирались одинаковой выполненности здоровые семена), раскладывались на фильтровальную бумагу, предварительно смоченную дистиллированной водой (1 $см^3$), по 100 штук в каждую чашку. Затем прибавлялся испытуемый раствор нужной концентрации (по 2 $см^3$). Бумага при этом оставалась хорошо увлажненной.

В качестве хлоридов были взяты как чистая соль NaCl, так и смесь хлоридов, состоящая из NaCl, KCl и $CaCl_2$, где, следовательно, ядовитое воздействие одновалентных катионов устранялось введением в раствор двувалентного кальция. В последнем случае соли были взяты в соотношении: NaCl 2 части, KCl_2 1 часть и $CaCl_2$ 1 часть (2 : 1 : 1).

В качестве сульфатов также испытаны чистая Na_2SO_4 и смесь сульфатов $Na_2SO_4 + K_2SO_4 + MgSO_4$, которые взяты в том же соотношении, что и хлориды, т. е. Na_2SO_4 2 части, K_2SO_4 1 часть и $MgSO_4$ 1 часть. Такое испытание хлоридов и сульфатов позволяло расчленить ионное воздействие от осмотического.

Соли брались в концентрации 1, 2, 3, 4, 5 и 6%. В случае прорастания семян при 6% концентрации закладывались дополнительные опыты с более высокой концентрацией. Одновременно проделывался контрольный опыт с проращиванием семян на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой. Все чашки

одной серии (например, хлориды) складывались стопкой и ставились в условия комнатной температуры, которая отмечалась три раза в сутки (в 7, 13 и 19 часов). Колебания температуры за период опыта были от 20 до 25°. Подсчет проросших семян производился каждые сутки; при этом все проросшие семена выбрасывались. Опыт заканчивался по прошествии 3 суток с нулем прорастания.

Поскольку в опыте с прорастанием семян саксаула в чистых растворах солей выявилось весьма характерное отношение к хлоридам и сульфатам, было решено продолжить опыт с влиянием этих солей на прорастание семян и начальное развитие всходов в песчаной среде (вегетационные культуры). Для этой цели были взяты небольшие стеклянные сосуды — батарейные стаканы — вместимостью 2.5—2.8 кг песка. Засоление песка производилось при набивке сосудов. Для засоления были взяты те же растворы хлоридов, сульфатов и хлориды плюс сульфаты, что и при прорастании семян, в концентрации 2, 4 и 6% в расчете на общее количество влаги в песке. Влажность песка доводилась до 10% от сухого веса (или 45% от полной влагоемкости) и поддерживалась на этом уровне в течение всего опыта. Так как опыт был рассчитан на непродолжительное время (2 месяца), то дополнительно питательные соли в сосуды не вносились.

Отобранные семена саксаула непосредственно заделывались в сосуды с уже засоленным и увлажненным до нужной концентрации песком. Во избежание высыхания песка с поверхности сосуды на период прорастания семян прикрывались крышками от чашек Петри, выложенными изнутри влажной фильтровальной бумагой, которая по мере высыхания смачивалась. До появления и укрепления всходов сосуды оставались в комнате при температуре 20—25°. В дальнейшем растения развивались на открытом воздухе в притененном месте (специально устроенный стелаж с северной стороны лабораторного здания). В конце опыта — 17 июня — растения были сфотографированы по сериям, а также был учтен вес надземной массы и корневой системы.

Результаты опытов

1. Влияние различной концентрации солей на прорастание семян черного и белого саксаула

Результаты опытов с прорастанием семян черного и белого саксаула сведены в табл. 1—10, в которых приводятся количество проросших семян в процентах на каждый день и общее количество проросших семян. Концентрация раствора дается в процентах и молях.

Данные опыта с прорастанием семян черного саксаула (табл. 1—5) показали, что чистая поваренная соль NaCl оказывает значительно бо́льшее тормозящее действие на прорастание семян, чем глауберовая соль Na_2SO_4. Предельной концентрацией, за которой прекращается прорастание семян, для NaCl является $2^1/_2$—3% (0.4—0.5 моля), тогда как для Na_2SO_4 — около 6%, или 0.8—0.85 моля.

При концентрации в 1% как соли Na_2SO_4, так и NaCl общее количество проросших семян еще одинаково (89—88%) и почти не уступает или весьма мало уступает контролю (92%), хотя некоторое задерживающее действие на скорость прорастания уже проявилось. В контроле максимум прорастания — на второй день закладки опыта, в 1% растворе Na_2SO_4 и NaCl — на третий день. С увеличением концентрации раствора Na_2SO_4 до 4% наблюдается постепенное уменьшение общего количества проросших семян (до 62%), и только при дальнейшем увеличении процент проросших семян резко падает; в растворе же NaCl уже при концентрации в 2% (0.34 моля) общее количество проросших семян падает до 25% и совсем прекращается при 3% (0.50 моля). В опыте Сусловой (1935) токсическое действие NaCl на прорастание семян черного саксаула сказалось еще в более низкой концентрации (0.5%), причем в 2% растворе число проросших семян уже равнялось нулю.

В растворе хлоридов, равно как и в растворе сульфатов, где токсическое действие одновалентного Na устранено введением в раствор двувалентного Ca (хло-

ТАБЛИЦА 1

Влияние Na_2SO_4 на прорастание семян солончакового (черного) саксаула *(Haloxylon aphyllum)*

Концентрация раствора		Дата закладки опыта	Число проросших семян в % на каждый день										Всего в %
			март								апрель		
в %	в молях	март	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	
1	0.14	23	23	32	14	11	4	2	3	0	0	0	89
2	0.28	23	10	20	28	12	6	5	2	1	0	0	84
3	0.42	23	2	10	20	28	6	4	2	0	0	0	72
4	0.56	23	0	8	14	19	13	4	3	1	0	0	62
5	0.70	23	0	2	6	8	5	2	3	2	0	0	28
6	0.84	23	0	0	2	3	0	2	1	0	0	0	8
7	0.98	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Контроль		23	48	19	11	8	4	2	0	0	0	0	92

ТАБЛИЦА 2

Влияние NaCl на прорастание семян солончакового (черного) саксаула *(Haloxylon aphyllum)*

Концентрация раствора		Дата закладки опыта	Число проросших семян в % на каждый день										Всего в %
			март								апрель		
в %	в молях	март	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	
1	0.17	23	23	39	9	4	2	0	0	0	—	—	88
2	0.34	23	3	13	4	3	2	0	0	0	—	—	25
3	0.51	23	0	0	1	1	0	0	0	—	—	—	2

риды) или Mg (сульфаты), наблюдается значительно большая устойчивость семян черного саксаула к повышению концентрации солевого раствора (табл. 3 и 4), хотя различие в действии хлоридов и сульфатов в высоких концентрациях оказывается и здесь весьма отчетливо. Предельной концентрацией для прорастания семян в растворе сульфатов является 9%, или 1.26 моля, в растворе хлоридов — 6.5—7%, или 0.9—1.0 моля.

Осмотическое влияние раствора, вызывающее задержку в набухании семян, следовательно, и задержку в скорости прорастания, сказалось уже в концентрации 2% (0.28 моля) постепенно, передвигая максимум прорастания со второго дня на третий, четвертый и даже пятый.

Задерживая, по сравнению с контролем, несколько скорость прорастания семян, повышение концентрации раствора сульфатов и хлоридов до 3% (0.42 моля) не сказывается или почти не сказывается еще на общем проценте проросших семян. При дальнейшем повышении концентрации раствора сульфатов наблюдается постепенное снижение процента проросших семян и значительно более резкое в растворе хлоридов.

ТАБЛИЦА 3

Влияние смеси сульфатов ($2Na_2SO_4 + K_2SO_4 + MgSO_4$) на прорастание семян солончакового (черного) саксаула *(Haloxylon aphyllum)*

Концентрация раствора в %	Концентрация раствора в молях	Дата закладки опыта, март	Число проросших семян в % на каждый день, март: 22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	Всего в %
1	0.14	21	39	25	15	8	5	3	0	0	0	—	95
2	0.28	21	32	29	12	7	4	3	2	0	0	0	89
3	0.42	21	20	30	16	8	4	5	3	2	0	0	88
4	0.56	21	6	16	22	16	6	3	1	2	0	0	79
5	0.70	21	3	12	19	17	7	2	0	2	0	0	62
6	0.84	21	0	10	17	14	4	3	2	1	0	0	51

Концентрация раствора в %	Концентрация раствора в молях	Дата закладки опыта, март	март: 28	29	30	31	апрель: 1	2	3	4	5	6	7	Всего в %
7	0.98	27	0	4	11	15	5	3	2	2	0	0	0	42
8	1.12	27	0	0	6	10	5	5	3	1	1	0	0	31
9	1.26	27	0	0	2	2	0	2	0	0	0	—	—	6
10	1.40	27	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—	0

ТАБЛИЦА 4

Влияние смеси хлоридов ($2NaCl + KCl + CaCl_2$) на прорастание семян солончакового саксаула *(Haloxylon aphyllum)*

Концентрация раствора в %	Концентрация раствора в молях	Дата закладки опыта, март	Число проросших семян в % на каждый день, март: 22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	Всего в %
1	0.14	21	40	27	12	7	2	1	0	0	0	—	89
2	0.28	21	26	27	20	5	3	3	3	0	0	0	85
3	0.42	21	19	26	13	13	6	5	2	2	0	0	86
4	0.56	21	8	13	13	5	3	4	3	2	1	0	56
5	0.70	21	5	4	5	7	10	4	2	3	2	0	42
6	0.84	21	0	0	3	6	5	1	0	0	0	—	15
7	0.98	21	0	0	0	2	0	2	0	0	0	—	4
8	1.12	21	0	0	0	0	0	0	—	—	—	—	0
Контроль		21	58	16	13	7	1	0	0	0	—	—	95

Таким образом в высоких концентрациях отрицательное действие хлоридов на прорастание семян черного саксаула сказывается сильнее, чем действие сульфатов.

ТАБЛИЦА 5

Влияние смеси сульфатов и хлоридов ($2NaCl + K_2SO_4 + MgSO_4$) на прорастание семян солончакового саксаула *(Haloxylon aphyllum)*

Концентрация раствора		Дата закладки опыта	Число проросших семян в % на каждый день											Всего в %
			март					апрель						
в %	в молях	март	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	
1	0.15	26	38	23	10	7	5	3	2	0	0	0	—	88
2	0.30	26	26	21	9	8	7	9	2	0	0	0	—	85
3	0.45	26	13	29	19	13	2	4	1	0	0	0	—	84
4	0.60	26	5	10	18	13	10	5	6	4	1	0	0	75
5	0.75	26	1	7	7	9	4	6	4	2	3	0	0	44
6	0.90	26	0	3	8	8	7	3	2	1	0	0	0	32
7	1.05	26	0	2	3	8	3	2	0	0	0	—	—	18
8	1.20	26	0	0	3	1	2	2	0	0	0	0	—	8
9	—	26	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—	—	0

Наконец, картина прорастания семян черного саксаула в растворе, содержащем хлориды и сульфаты (табл. 5), почти та же, что и в сульфатах. Предельная концентрация для прорастания семян также лежит около 1.2 моля (8%), т. е. выше, чем в хлоридах.

Рассматривая данные с прорастанием семян белого (песчаного) саксаула, мы видим, что основным отличием этого растения от солончакового саксаула является большая чувствительность к высоким концентрациям солей. Предельной концентрацией для прорастания семян в растворе хлоридов и сульфатов, а также в смеси хлоридов и сульфатов (табл. 8—10), является 5—6%, или 0.7—0.8 моля, т. е. на 0.3—0.4 моля ниже, чем у черного саксаула, причем разница в действии хлоридов и сульфатов менее значительна.

Скорость прорастания семян заметно падает, начиная уже с концентрации в 1%, а при концентрации в 2% снижается и общий процент проросших семян, тогда как у черного саксаула процент проросших семян начинает уменьшаться с 4—5%.

Отрицательное действие растворов чистых солей NaCl и Na_2SO_4 также значительно более сильное, чем соответствующих практически «уравновешенных» растворов. Токсическое действие обеих солей сказывается уже с концентрации 1% (0.14, 0.17 моля), значительно снижая скорость прорастания семян, а также и общий процент проросших семян, причем NaCl оказывается более ядовитой, чем Na_2SO_4 — разница в предельных концентрациях достигает 0.2 моля (табл. 6 и 7).

Таким образом опыты с проращиванием семян черного и белого саксаула в различных солевых растворах показали, что в этом отношении между данными растениями разница преимущественно количественная — семена черного саксаула являются значительно более устойчивыми к повышенному осмотическому влиянию солевых растворов, чем семена белого саксаула.

При одностороннем засолении поваренная соль оказывает значительно большее отрицательное действие, чем глауберова, тогда как для большинства культурных растений, в том числе и злаков, более ядовитой является глауберова соль (Келлер, 1923, 1927, 1929; Сергеев, 1934 и др.).

При воздействии растворов хлоридов и сульфатов, содержащих двувалентный Ca или Mg (практически уравновешенные растворы), устойчивость семян к концентрации солевых растворов значительно повышается, хотя и здесь ясно обнаруживается, особенно в отношении семян черного саксаула, более благоприятное

ТАБЛИЦА 6

Влияние Na_2SO_4 на прорастание семян песчаного (белого) саксаула *(Haloxylon persicum)*

Концентрация раствора в %	Концентрация раствора в молях	Дата закладки опыта, март	Число проросших семян в % на каждый день: март 24	25	26	27	28	29	30	31	апрель 1	2	3	4	Всего в %
1	0.14	23	0	6	18	12	9	6	4	3	2	2	0	0	62
2	0.28	23	0	3	6	8	12	9	5	2	2	1	0	0	48
3	0.42	23	0	0	2	3	6	4	6	3	3	1	0	0	28
4	0.56	23	0	0	0	2	2	0	3	1	0	0	0	0	8
5	0.70	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

ТАБЛИЦА 7

Влияние NaCl на прорастание песчаного саксаула *(Haloxylon persicum)*

Концентрация раствора в %	Концентрация раствора в молях	Дата закладки опыта, март	Число проросших семян в % на каждый день: март 24	25	26	27	28	29	30	31	апрель 1	2	3	4	Всего в %
1	0.17	23	0	1	2	4	25	12	5	3	2	0	0	0	54
2	0.34	23	0	0	2	0	5	3	2	3	1	0	0	0	16
3	0.51	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Контроль		23	8	50	14	5	3	4	2	0	0	—	—	—	86

ТАБЛИЦА 8

Влияние хлоридов ($2NaCl + KCl + CaCl_2$) на прорастание семян песчаного (белого) саксаула *(Haloxylon persicum)*

Концентрация раствора в %	Концентрация раствора в молях	Дата закладки опыта, март	Число проросших семян в % на каждый день: март 23	24	25	26	27	28	29	30	31	апрель 1	2	Всего в %
1	0.14	22	2	18	52	3	0	2	2	1	0	0		30
2	0.28	22	2	4	41	7	2	4	5	3	0	0		68
3	0.42	22	2	2	27	10	6	4	3	2	2	0		58
4	0.56	22	0	1	9	6	6	3	5	1	0	0		38
5	0.70	22	0	0	3	4	5	2	2	0	0	0		16
6	0.84	22	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—		0

ТАБЛИЦА 9

Влияние сульфатов ($2Na_2SO_4 + K_2SO_4 + MgSO_4$) на прорастание семян песчаного саксаула *(Haloxylon persicum)*

Концентрация раствора в %	Концентрация раствора в молях	Дата закладки опыта, март	Число проросших семян в % на каждый день: март 23	24	25	26	27	28	29	30	31	апрель 1	2	Всего в %
1	0.14	22	3	21	48	5	4	1	0	0	0	—	—	82
2	0.28	22	1	8	37	11	6	7	3	2	0	0	0	73
3	0.42	22	0	6	25	20	7	2	3	1	0	0	0	62
4	0.56	22	0	2	13	11	8	3	2	2	0	0	0	41
5	0.70	22	0	0	6	9	5	1	1	0	0	0	0	22
6	0.84	22	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	3
7	0.98	22	0	0	0	0	0	—	—	—	—	—	—	0
Контроль		22	6	56	12	8	2	2	2	0	0	0	0	88

ТАБЛИЦА 10

Влияние смеси хлоридов и сульфатов ($2NaCl + K_2SO_4 + MgSO_4$) на прорастание семян песчаного саксаула *(Haloxylon persicum)*

Концентрация раствора в %	Концентрация раствора в молях	Дата закладки опыта, март	Число проросших семян в % на каждый день: март 27	28	29	30	31	апрель 1	2	3	4	5	6	7	Всего в %
1	0.15	26	2	12	38	16	4	3	4	2	0	0	—	—	81
2	0.30	26	1	13	21	23	12	4	2	2	0	0	—	—	72
3	0.45	26	0	6	16	20	7	4	3	4	3	1	0	0	64
4	0.60	26	0	4	5	8	5	4	2	2	0	0	—	—	30
5	0.75	26	0	0	2	4	2	0	3	1	0	0	—	—	12
6	0.90	26	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—	—	0

действие сульфатов, чем хлоридов (устойчивость к высоким концентрациям в растворе сульфатов выше, чем в растворе хлоридов).

В заключение нельзя не отметить того, что семена черного и белого саксаула, прекрасно прорастая на дестиллированной воде, в то же время обладают высокой устойчивостью к осмотической концентрации солевых растворов (уравновешенных растворов). Следовательно, присущие этим растениям высокое осмотическое давление и высокая сосущая сила заложены уже в самом семени.

2. Влияние различной концентрации сульфатов и хлоридов на развитие всходов черного саксаула

Способность прорастания семян при высоких концентрациях солевых растворов еще не решает вопроса о возможности развития растений при этих концентрациях. Как уже отмечено выше, развитие растения может затормозиться или совсем приостановиться из-за высокого осмотического давления наружного раствора,

затрудняющего поступление воды; кроме того, поглощаемые соли с началом ростовых процессов могут производить свое токсическое действие, приводящее к коагуляции плазменных коллоидов. Несомненно, что предельная концентрация солевого раствора для развития растения будет ниже, чем для прорастания семени. Поэтому представляло большой интерес продолжить опыт с влиянием различной концентрации хлоридов и сульфатов, хотя бы на начальную стадию развития всходов саксаула, и этим получить окончательный ответ на вопрос о значении (влиянии) этих солей в жизни черного и белого саксаула.

К сожалению, данный опыт с белым саксаулом выпал, так как по ошибке во все сосуды были высажены семена одного черного саксаула, в чем убедились только по развитии всходов. Засоление песка в нужной концентрации было произведено при набивке сосудов. Посев семян непосредственно в сосуды был произведен 4 апреля по 20—25 семян в каждый сосуд. В дальнейшем оставлено по одному растению на сосуд. Конец опыта — 18 июня. Для характеристики развития растений в зависимости от концентрации и характера засоления были учтены в конце опыта вес надземной массы и корневой системы, высота растения в сантиметрах и ширина его в самом широком месте. Основные результаты наблюдений сведены в табл. 11. Кроме того, даны рисунки опытных растений и контроля (рис. 1, 2 и 3)

ТАБЛИЦА 11

Развитие всходов в зависимости от засоления песка солончакового саксаула *(Haloxylon aphyllum)*

Соли	Степень засоления в %	Дата посева	Появления всходов	Уборка	Высота растения	Диаметр растений в самом широком месте	Вес надземной массы	Вес корневой системы	Вес всего растения
		апрель	апрель	июнь					
Контроль (без засоления)		4	6—7	18	18.7	13.5	1.35	1.20	2.55
Сульфаты .	2	4	6—7	18	18.5	18.0	1.95	1.50	3.45
	4	4	8	18	15.5	18.2	1.70	1.25	2.95
	6	4	8	18	12.0	15.0	1.55	1.10	2.65
Сульфаты + хлориды .	2	4	7	18	17.4	14.2	1.65	—	—
	4	4	8	18	14.3	12.7	1.25	—	—
	6	4	8—9	18	8.5	7.2	0.80	—	—
Хлориды .	2	4	7—8	18	15.5	12.2	1.15	0.80	1.95
	4	4	8—9	18	8.5	6.0	0.65	0.55	1.20
	6	4	9	—	—	—	—	—	—

Как видно из таблицы, появление всходов при засолении хлоридами задержалось несколько дольше — на 2—3 дня. При засолении сульфатами в 2% всходы появились одновременно с контролем и с запозданием на 1—2 дня при засолении в 4—6%. Процент проросших семян на сульфатах даже при 6% засоления достиг 55—68%, тогда как на хлоридном засолении в 4% взошло всего 40—50%, а при 6% засоления — 10—15%. В данном случае мы имеем полное подтверждение результатов опыта с прорастанием семян в чистых солевых растворах.

Дальнейшие наблюдения за развитием всходов также вполне подтвердили наши основные выводы, полученные в опыте с прорастанием семян. Лучше всего развивались всходы при сульфатном засолении (рис. 1), хуже — при хлоридном (рис. 2). При смешанном засолении (хлориды + сульфаты) (рис. 3) всходы по развитию заняли среднее место, хотя все же ближе к сульфатному засолению.

По высоте основного побега первое место занимали контрольные растения, растущие без всякого засоления, но для них характерны были более слабая кустистость, отсутствие ветвления второго порядка, меньшая сочность ассимиляционных веточек и большее одревеснение главного побега снизу.

При 2% засолении сульфатами растения, не уступая или мало уступая по высоте главного побега контролю, отличались значительно большим развитием боковых ветвей и наличием слабого ветвления второго порядка. Веточки их более сочные, одревеснение основного побега менее интенсивное, общий вид более свежий и мощный.

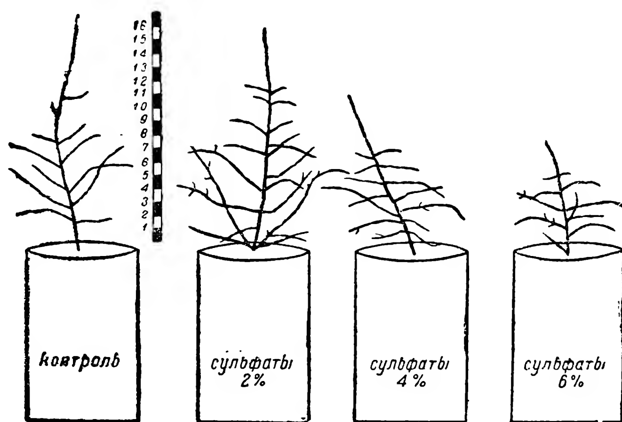


Рис. 1.

При засолении в 4 и 6% (сульфаты) развивающиеся всходы саксаула, уступая по высоте, характеризовались еще бо́льшим боковым ветвлением, имели несколько распластанный вид, более сочные зеленые веточки и чрезвычайно слабое одревеснение побега снизу — при 4% и отсутствие одревеснения — при 6%. Вес надземной массы, несмотря на меньшую высоту, был выше, чем у контроля. Корневая система по весу уступала несколько контролю только при засолении в 6%.

Резкое отличие по развитию и состоянию всходов наблюдалось при хлоридном засолении. Уже при концентрации в 2% растеньица имели несколько угнетенный вид: отставание в росте, более слабое ветвление, значительное одревеснение главного побега, а к концу опыта одревеснение некоторых боковых нижних побегов. Зеленые веточки несочные, с желтоватым оттенком. При засолении в 4% растеньица были чрезвычайно хилые, с сильно одревесневшим главным побегом, веточки несочные и хрупкие. К концу опыта — 18 июня — начались пожелтение и усыхание кончиков побегов. При засолении в 6% (хлориды) слабенькие всходы саксаула погибли через 10—12 дней после появления.

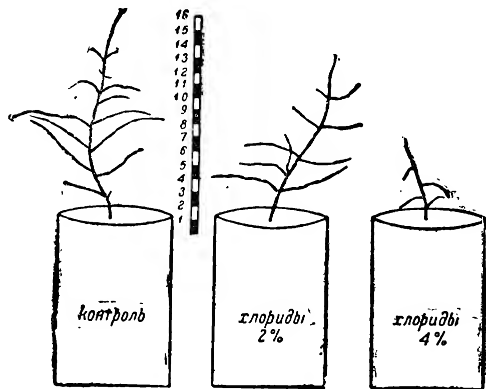


Рис. 2.

Что касается смешанного засоления — сульфаты + хлориды — ($2NaCl + K_2SO_4 + MgSO_4$), то всходы развивались сравнительно хорошо, мало уступая сульфатному засолению (рис. 3). Для них также было характерно более значительное развитие боковых побегов, большая сочность зеленых веток и меньшее одревеснение главного побега, чем у контроля. Более значительное отличие в развитии в сторону отставания от сульфатного засоления наблюдалось при высокой концентрации — 6%, но все же и эти растения выглядели и чувствовали себя значительно лучше, чем при засолении хлоридами в 4%.

Таким образом наши опыты ясно показали, что для развития, а повидимому и устойчивости всходов солончакового саксаула огромное значение имеет не только концентрация солевого раствора, но и характер или качественная сторона засоления.

Чисто хлоридное засоление, начиная примерно с концентрации в 2%, действует уже отрицательно на развитие и состояние всходов, понижая их общую устойчивость. По сравнению с сульфатным засолением веточки их более хрупкие, с желтоватым оттенком, не имеют сочности и свежести. С наступлением высоких температур наблюдаются более быстрое одеревенение и даже усыхание побегов. При концентрации 5—6% развитие всходов совершенно прекращается.

Присутствие сульфатов и особенно преобладание сульфатов в некоторой определенной концентрации (до 2%) чрезвычайно благоприятно отзываются на развитии и состоянии всходов саксаула, задерживая одревеснение и усыхание веток, давая бо́льший прирост надземной массы и лучшее развитие корневой системы, чем в отсутствии засоления. Даже при столь высокой засоленности сульфатами, как 6% (0.8—0.9 моля) или около 32—35 атмосфер давления почвенного раствора, всходы не обнаруживают сильного угнетения, сохраняя сочный зеленый вид.

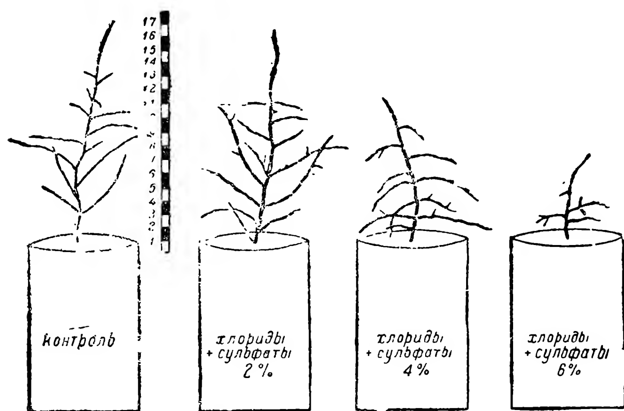


Рис. 3.

Поэтому ни в каком случае нельзя считать черный саксаул характерным растением для хлоридных засоленных почв, как об этом говорит проф. Коровин в своей книге «Растительность Средней Азии» (1934). Солевыносливым и даже осмофильным, давая бо́льшее накопление органической массы, он является только в присутствии сульфатов и еще больше при преобладании сульфатов. В этом его резкое отличие от типичных галофитов, как, например, солерос, который по данным Келлера (1922, 1923) предпочитает хлоридное засоление сульфатному, а по данным Рихтера прекрасно развивается при хлоридном засолении в концентрации 1.0 моля (6%), или около 40 атмосфер давления.

Большая устойчивость семян и всходов черного саксаула к сульфатному засолению находится в полном соответствии с характером засоления почв в черных саксаульниках, где соли серной кислоты в основном преобладают над хлоридами.

Судя по состоянию и характеру развития всходов солончакового саксаула в сосудах, можно думать, что солевой фактор оказывает большое влияние не только на развитие и устойчивость всходов, но и на формообразование саксаула, придавая ему бо́льшую или меньшую кустистость.

Выводы

В задачу данного исследования, в связи с проблемой семенного возобновления и естественного распределения кустарников и деревьев пустыни Кара-кум, входило выяснение влияния различных солей и их концентраций на прорастание семян и развитие проростков важнейших в хозяйственном отношении пород черного (солончакового) саксаула (*Haloxylon aphyllum*) и белого (песчаного) саксаула (*Haloxylon persicum*).

Опыты с проращиванием семян черного и белого саксаула в различных солевых растворах показали, что в этом отношении разница между данными растениями преимущественно количественная: семена черного саксаула являются значительно более устойчивыми к повышенному осмотическому влиянию солевых растворов, чем семена белого саксаула (см. табл. 1—5).

При одностороннем засолении чистая поваренная соль NaCl оказывает значительно бо́льшее отрицательное действие на прорастание семян, чем глауберова

Na_2SO_4. Предельной концентрацией, за которой прекращается прорастание семян черного саксаула в растворе NaCl, является $2^1/_2$—3% и белого — 2%, тогда как в растворе Na_2SO_4 для черного саксаула предельная концентрация около 6% и белого саксаула — 4%.

При проращивании семян в растворе хлоридов и сульфатов, содержащих двувалентный Ca или Mg (практически уравновешенные растворы), устойчивость семян к концентрации солевых растворов значительно повышается, хотя и здесь, особенно в отношении черного саксаула, ясно сказывается более благоприятное действие сульфатов, чем хлоридов. Так, предельной концентрацией для прорастания семян черного саксаула в растворе сульфатов является 9% (1.25 моля), в растворе же хлоридов — 6.5—7%, или 0.9—0.1 моля. Соответствующие концентрации для прорастания семян белого саксаула на 2—$1^1/_2$% ниже, чем для черного саксаула.

Таким образом семена черного и белого саксаула, прекрасно прорастая на дестиллированной воде, в то же время обладают сравнительно высокой устойчивостью к осмотической концентрации солевых растворов (особенно черный саксаул).

Данные опыта с выращиванием проростков черного саксаула при различном засолении песка солями хлоридов и сульфатов в основном подтвердили выводы, полученные с проращиванием семян. Опыт ясно показал, что для развития и устойчивости всходов саксаула огромное значение имеет не только концентрация солевого раствора, но и характер или качественная сторона засоления.

Чисто хлоридное засоление, начиная примерно с концентрации около 2%, действует уже угнетающе на развитие и состояние всходов, значительно понижая их общую устойчивость (рис. 2). При засолении хлоридами до 5—6% от общего содержания воды развитие всходов черного саксаула совершенно прекращается.

Присутствие в растворе сульфатов и особенно чисто сульфатное засоление в некоторой определенной концентрации (до 2%) чрезвычайно благоприятно сказывается на развитии и состоянии всходов, давая больший прирост надземной массы и лучшее развитие корневой системы, задерживая одревеснение и усыхание веток. Даже при столь сильном засолении сульфатами, как 6%, всходы черного саксаула не были так сильно угнетены, как при 4% засолении хлоридами (рис. 1 и 2).

Большая устойчивость семян и всходов черного (солончакового) саксаула к сульфатному засолению находится в полном соответствии с характером засоления почв в черных саксаульниках, где, по данным В. А. Дубянского, соли серной кислоты значительно преобладают над хлоридами.

Литература

1. Алфеев И. Саксауловые насаждения Перовского уезда и хозяйство в них. Изд. Туркм. Общ. сельск. хоз. Ташкент, 1916. — 2. Дубянский В. Песчаная пустыня Юго-восточные Кара-кумы. Тр. по пр. бот., т. XIX, вып. 4, 1928. — 3. Келлер Б. А. Экология растений и борьба земледелия с засолением почв и засухой. Вестн. опыт. дела, вып. 1, 1923. — 4. Его же. Опыты и некоторые общие выводы по экологии солончакового растения *Salicornia herbacea* L. Вестн. оп. дела, № 1—2, 1921. — 5. Его же. Из жизни растений засоленных почв полупустыни. Юбил. сборник, посв. И. П. Бородину, 1927.— 6. Его же. Накопление солей внутри растения и засоление почвы. Тр. Бот. опытн. станции. Т. I, Воронеж, 1929. — 7. Келлер Б. А. с сотрудниками. Исследования по осмотическому давлению и биохимической динамике кроны у цитрусовых и других растений влажных субтропиков. Сов. ботаника, № 2, 1936. — 8. Кокина С. И. Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений песчаной пустыни Кара-кум. Всес. Ин-т растениеводства. Пробл. раст. освоен. пустынь, вып. 4, 1935, 99—197 (Работы Репетекской Пустынной станции). — 9. Коровин Е. П. Растительность Средней Азии. Саогиз, 1934. — 10. Леонтьев В. Л. Возобновление саксаульников Юго-восточных Кара-кумов. Пробл. раст. освоен. пустынь, вып. 3, 1935. — 11. Максимов Н. А. Внутренние факторы устойчивости растений к морозу и засухе. Труды по прикл. бот., т. 22, вып. 1, 1929. — 12. Ольшевский В. В. Распределение и развитие подроста саксаула. Пробл. раст. осв. пуст., вып. 4, 1935. — 13. Петров М. П. К вопросу о происхождении растительности песчаной пустыни Кара-кумы. Сборн. хоз. освоен. пустынь Ср. Азии и Казахстана, Ташкент, 1934. — 14. Его же. Развитие корневых систем кустарников песчаной пустыни Кара-кум. Пробл. раст. осв. пустынь, вып. 4, 1935. — 15. Рихтер А. А. Физиологические основы устойчивости растений Юго-Востока. I. К вопросу о солеустойчивости. Труды оп. агр. Юго-Востока, т. III, вып. 2, 1927. — 16. Сергеев Л. И. Солевыносливость пшениц в сортовом разрезе. Докл. Акад. Наук СССР, т. I, № 7—8, 1935.—17. Суслова М. И. Прорастание семян

деревьев и кустарников песчаной пустыни Кара-кум. Пробл. раст. осв. пустынь, вып. 4, 1935. — 18. Семакин К. С. Влияние различных способов закалки растений на стойкость их к засухе при различных условиях минерального питания. Акад. Наук СССР. Экспериментальная ботаника, вып. 2, 1936. — 19. Туманов И. И. Зимостойкость растений. Сельхозгиз, 1931. — 20. Федоров А. И. Типы насаждений и возобновление саксаула Левобережного района р. Сыр-дарьи, примыкающего к северной части Кзыл-кумов. Тр. Ср.-Аз. Гос. унив., т. VII, вып. 9, 1929. — 21. Ilyin W. S. Anpassung der Halophyten an konzentrierte Salzlösungen. Planta. Bd. 16, 1932. — 22. Ilyin W. S. Zusammensetzung der Salze in der Pflanze auf verschiedenen Standorten. Kalkpflanzen. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 50, H. 1, 1932. — 23. Stocker O. Halophytenproblem. Ergebn. d. Biologie, Bd. III, 1928. — 24. Schratz E. Beitrage zur Biologie der Halophyten. III. Über Verteilung, Ausbildung und NaCl-Gehalt der Strandpflanzen in ihrer Abhängigkeit vom Salzgehalt des Standortes. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 53. H. I. 1936 (133—189). — 25. Walter H. Die Hydratur der Pflanzen und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Untersuchungen über den osmotischen Wert. Jena, 1931, 174 S.

S. I. KOKINA

The effect of various salts and their concentrations on the germination of the seeds and the development of the sprouts of saksaul (*Haloxylon*)

The present investigation was undertaken in connection with the problem as to the propagation of the shrubs and trees of the Karakoum desert through seed and their natural distribution. The author's purpose was to determine the effect of various salts and their concentrations on the germination of the seeds and the development of the sprouts in the economically most important races of black (salt-marsh) saksaul (*Haloxylon aphyllum*) and white (sand) saksaul (*Haloxylon persicum*).

Experiments on the germination of black and white saksaul seeds in different saline solutions showed the difference between these plants in this respect to be mostly quantitative: black saksaul seeds are a great deal more resistant to the increased osmotic effect of saline solutions than those of white saksaul (see tables 1—5).

When salinity results from exclusive application of pure common salt (NaCl), the latter produces a much greater negative effect on the germination of seeds than Glauber's salt (Na_2SO_4). For the seeds of black saksaul a $2^1/_2$—3% concentration of NaCl should be considered the limit, beyond which seed germination ceases altogether; for white saksaul the same limit is at 2%, while Na_2SO_4 solutions reach this limit with 6% concentrations for black saksaul and 4% concentrations for the white variety.

When seeds are germinated in chloride and sulphate solutions containing bivalent Ca or Mg (these solutions being practically balanced), the resistance of seeds to saline solution concentration considerably increases, although in this instance too the effect of sulphates proves to be evidently more favourable than that of chlorides to black saksaul in particular.

Thus, the maximum concentration of sulphate solutions allowing seed germination in black saksaul is 9% (1.25 Mol), whereas the same concentration in chlorides is 6.5—7% (or 0.9—1.0 Mol). The corresponding concentrations for germinating seeds of white saksaul will be from 2% to $1^1/_2$% lower than for seeds of black saksaul. Thus, the seeds of black and white saksaul while germinating in distilled water perfectly well are, both of them, black saksaul in particular, also comparatively highly resistant to osmotic concentrations of saline solutions.

The data obtained from experiments of raising black saksaul sprouts in sand possessing various degrees of chloride and sulphate salinity have in the main confirmed the conclusions arrived at in germinating seeds. Those experiments have clearly shown that not only the concentration of a saline solution but also the character of the quality of salinity is of the highest importance for the development and resistance of saksaul sprouts.

A pure chloride salinity of about a 2% concentration and upwards has a depressive effect on the development and condition of sprouts, greatly reducing their resistancy (see fig. 2). When the chloride salinity in the total water content amounts to 5—6%, black saksaul stops developing altogether.

The presence of sulphates in a solution and pure sulphate salinity of a definite concentration (up to 2%), in particular, tells most favourably upon the development and condition of sprouts, causing a great increase of the overground mass and better development of the root system, retarding lignification and drying up of branches. Even when sulphate salinity amounted to 6%, black saksaul sprouts were not depressed to such an extent as when chloride salinity was at 4% (see fig. 1 and 2).

The considerable resistance shown by the seeds and sprouts of black (solonchak) saksaul to sulphate salinity fully conforms with the character of soil salinity to be met with in black saksaul stands, where, according to V. A. Dubiansky's data, sulphates considerably exceed chlorides.

В. К. ВАСИЛЕВСКАЯ

О значении анатомических коэффициентов, как признаке засухоустойчивости растений

Из работ кафедры систематики Ленинградского Государственного Университета.
С 10 рисунками
(Получено 2 I 1938).

I. Введение

В русской литературе уже давно обращено внимание на интереснейшую экологическую группу растений наших пустынь — ксерофиты. Однако всестороннее изучение наиболее ярко представленных ксерофитов проводится лишь в самое последнее время.

В 1933—1935 гг. опубликованы данные сотрудников Репетекской Песчаной станции, широко изучивших растительность Кара-кумов.[1] В работах акад. Келлера (18) освещено анатомическое строение листьев растений полупустынного Казахстана. В настоящее время мною литературно оформляются результаты анатомо-экологического анализа растений Западного и Восточного Памира, Центрального и Западного Копет-дага и пустыни Бедпак-дала.

В физиологической и анатомической литературе разбираются вопросы, связанные, в огромном большинстве случаев, со строением только листа ксерофильных растений. При сопоставлении данных о строении листьев изученных мною пустынных растений с теми взглядами, которые господствуют в литературе на принципы строения ксерофита, выявился ряд несоответствий. В настоящей заметке изложены возникшие сомнения по поводу установленных закономерностей и принципов строения ксерофильных листьев.

II. Литература

В 1902—1904 гг. вышла работа Заленского (13) об анатомическом строении верхних и нижних листьев, в которой автор пришел к заключению, что, благодаря действию отводящих токов верхние листья имеют более ксероморфное строение, чем нижние. По линии физиологической верхние листья характеризуются более высокой транспирацией, ассимиляцией и осмотическим давлением. Опираясь на анатомо-физиологические признаки строения верхних листьев исследованных им растений, Зеленский пришел к выводу, что эти признаки должны быть вообще характерны для листа ксерофита. Максимов (30, 31) популяризировал выводы Заленского, повторяя неоднократно в своей широко известной работе, что ксерофиты с анатомической стороны характеризуются мелкоклетностью, большим количеством устьиц, густой сетью жилок и т. д. Эти признаки — показатели ксерофильности листа, так широко известны в нашей литературе, что нет нужды здесь их еще раз повторять. Количественные признаки строения листа получили название анатомических коэффициентов.

Принцип, который управляет строением ксерофильного листа, по Максимову (30), следующий: «Все воздействия, направленные в сторону усиления потери растением воды или затруднения ее поступления, приводят к сходным изменениям структуры. Эти изменения структуры, которые могут быть названы ксероморфизмом, в общем сводятся к облегчению доставки воды в лист. . . Принципом сокращения водного пути, а не испаряющей поверхности объясняется сокращение листовой пластинки ксерофитов».

Позже ряд авторов подтвердил выводы Заленского, изучая главным образом культурные растения (Колкунов, 21, 22, 23) и дикую растительность

[1] Труды по прикладной ботанике, серия I, вып. 1, 1933; Проблемы раст. освоения пустынь, вып. 4, 1935.

лесного, степного и очень немного полупустынного пояса СССР (Келлер, 15, 17; Баранов, 6; Заленский, 13, 14). До последнего времени многие авторы анатомо-экологических работ считают возможным, сосчитав число устьиц и вычислив длину жилок на 1 мм^2, на основании только этих признаков делать выводы о степени засухоустойчивости растений (Поплавская с сотрудниками, 32; Макарова, 29, и др.). При этом не делалось попыток вскрыть причины изменения коэффициентов, не учитывалось, каким образом шла дифференциация тканей, а только фиксировался конечный результат процессов.

В некоторых работах совсем забыт второй закон Заленского (14), что при наличии одного, но решающего в данных условиях признака, могут быть не выражены или ослаблены все остальные признаки. Так, например, у растений с глубокой корневой системой листья не имеют всего арсенала ксерических признаков. У галофитов, благодаря высокому осмотическому давлению, условия дифференциации тканей обусловливают крупную величину клеток, их тонкостенность и пр. [Штокер (Stocker), 55]. Часто увлекаясь подсчетом устьиц, сравнивают разные жизненные формы из различных экологических условий (Арциховский, 5), хотя Заленский (14) подчеркивал, что все сравнительно-экологические признаки нужно брать в одном экологическом типе. Некоторые селекционеры проделали огромную работу, пытаясь на основании сравнения анатомических коэффициентов выделять более засухоустойчивые формы (Колкунов, 21, 22, 23 и др.), хотя Вавилов (42) еще в 1912 г. показал, что нет связи между анатомическими коэффициентами и физиологическими свойствами растений. Позже он несколько раз указывал (7, 8), что в селекции засухоустойчивых форм физиологи не дали реальных результатов.

В большой сводной работе о сельском хозяйстве в засушливых районах Кузьменко и Воробьев (26) также указывают, что практических успехов отбора растений по анатомическим коэффициентам нет, так как интенсивность транспирации и засухоустойчивость растений обусловлены не одним анатомическим строением листа. Несмотря на эти неутешительные указания, анатомы до последнего времени опираются на мелкоклетность эпидермиса, большое количество устьиц и пр., как на показатели ксерофильности и селекционные признаки при отборе засухоустойчивых рас (Александров, 1; Перлова,[1] 33). Между тем такие гигрофиты, как рис, происходящий из жарких широт, характеризуются особой мелкоклетностью: по данным Радкевич (36) устьица риса почти в 3 раза мельче, чем у пшеницы.

Таким образом, на основании просмотра русской литературы приходим к двум выводам: во-первых, анатомические признаки ксероморфного строения листа были установлены на верхних листьях растений лесостепного пояса (Заленский работал в Киеве). Заленский допустил в своих выводах ошибку биологического порядка. Он сделал вывод, что верхние листья ксероморфнее нижних, и механически перенес признаки их строения на строение вообще ксерофильных растений. Естественно, что верхние листья отличаются от нижних по физиологическим свойствам и анатомическому строению, так как их жизнь и развитие протекают в иных внутренних и внешних условиях, чем нижних листьев, и, кроме того, они от них отличаются возрастом. Но это совсем не доказывает, что закономерности их развития те же, что у листьев ксерофитов. Во-вторых, анатомические признаки засухоустойчивости проверялись не на ксерофильных растениях, а в большинстве случаев на культурных растениях (Колкунов, 21, 22, 23), которые мезофильны или омезофичены, или на растениях лесостепного пояса (работы Келлера, 17; Баранова, 6; Заленского, 13; Александрова, 3). В упомянутых работах по существу сравнивались теневые и солнечные растения, но в обоих случаях с местообитания достаточного водоснабжения; однако световые растения у авторов этих работ получили название не гелиофитов, а ксерофитов. В этих работах проведены исследования над очень большим количеством растений, но нигде

[1] В работе Перловой выступает особенно отчетливо, что анатомические коэффициенты не могут быть показателями засухоустойчивости; однако автор все же старается их использовать.

нет указаний особенностей их жизненных форм, нет указаний характера листьев, особенности органов-хранилищ запасов, динамики развития, всего того, что так характеризует ксерофитов. В этих работах провозглашено, что язык цифр наиболее объективен, поэтому авторы не дают характеристики определенному роду или виду, а вся группа ксерофитов или мезофитов, которая исследуется, получает общую цифровую анатомическую характеристику. При этом в одну группу ксерофитов бывают включены, например, такие растения, как *Acantholimon*, *Ferula*, *Parrya*, *Centaurea*, *Asperula* и т. д. (Баранов, 6). Что может дать сравнение таких разных жизненных форм? Действительно, язык цифр уравнивает все признаки. Между тем анатомическое (Радкевич и Василевская, 37) и особенно физиологическое изучение растений Кара-кумов показало большое разнообразие путей приспособления растений к условиям этой пустыни (Кокина, 19).

Известно, что акад. Келлер (15) еще в период своих работ в Воронеже указывал на то, что ксерофиты — чрезвычайно разнообразная группа растений, и позже, что в пустынях и посейчас идет видообразование (16). В 1933 г. он еще раз подчеркивал, что нельзя изучать ксерофитов вообще и суммировать ксерофильные признаки разных видов, создавая абстрактную характеристику ксерофита, а необходимо выделять экологические типы на основе разных путей приспособления видов к условиям пустыни (18). Но его же ученик (Шапаренко, 39), изучая *Acacia melanoxylon*, основываясь на характере признаков только этого растения, с некоторым запозданием возмущается существующим мнением, что ксерофиты должны уменьшать транспирацию. Подсчет устьиц приводит автора к убеждению, что акация с усилением ксерофильности условий развивает и более мощные транспирационные органы. Как примирить это мнение с противоположными установками Максимова, что именно редукция листа приводит в ксерофитных условиях к хорошему водоснабжению его тканей — неясно. Остается прибавить, что Шапаренко изучал акацию в условиях Батуми (до 3000 мм осадков).

Мысль Заленского о количественном учете и количественной характеристике растений настолько покорила русских анатомов-экологов, что ими были совсем забыты включения клеток, которые привлекали еще внимание анатомов-классиков. Как на основную черту растений пустыни, давно указывалось на их свойство в различных органах и различными тканями выделять и накоплять слизи и другие вещества, которые удерживают и сохраняют воду [Волькенс (Volkens), 57; Варминг, 9; Ёнсон (Jönsson), 49; Шимпер (Schimper), 52]. Детальнее этот вопрос разрабатывается теперь (Щепкина, 40; Кокина, 19). Особенно странно, что Максимов (30), подчеркивая важность роли содержимого клетки для засухоустойчивости растений, избрал, как анатомические признаки, только чисто структурные, а между тем сам же он отмечает, что, например, количество устьиц далеко не всегда коррелирует с величиной транспирации. В анатомической характеристике ксерофитов Максимов исходил из убеждения, что структура листа подчинена требованию хорошего водоснабжения. Между тем основной особенностью поистине ксерофильных растений — растений пустыни, которая определяет их жизнь и развитие, является недостаточное водоснабжение на протяжении большей части вегетационного периода (Штокер, 54; Кузьмин, 25; Петров, 34; Кокина, 19).

Ксерофиты испаряют много (по указаниям самого же Максимова) только в периоды относительно хорошего водоснабжения. Высокая транспирация ксерофитов в условиях пустыни понятна — она обусловлена высокой температурой, сухостью, инсоляцией и сильными ветрами. Но хорошее водоснабжение в пустыне — короткий период; с наступлением лета даже растения с глубокой корневой системой испытывают большой водный дефицит, реагируя на него сбрасыванием части транспирирующих органов (Кокина, 19). Листья растений, питающихся грунтовыми водами, имеют ряд важных ксерических признаков, как и листья пресловутой *Alhagi camelorum*, которая, по указаниям Щепкиной (40), в противоположность мнению Максимова, обладает ксероморфными признаками, обеспечивающими снижение транспирации в наиболее неблагоприятное летнее время. А в пустынях центрально-азиатского типа (Вост. Памир, Бедпак-дала) не бывает

и временного хорошего водоснабжения: скудные осадки выпадают главным образом зимой и не накапливаются почвой, которая иссушается низкими температурами и сильными ветрами (Коровин, 24).

Поэтому мне кажется не вполне убедительным выбранный Максимовым принцип характеристики строения листа ксерофитов. В процессе эволюции формирование и отбор признаков ксерофитов определялись недостатком влаги; нарастающий в течение вегетационного периода водный дефицит является условием, ограничивающим жизнь растений в пустыне.

Из неправильных установок при отборе признаков, характеризующих ксерофильное строение листа, вытекает неудача попыток физиологов и селекционеров отбирать засухоустойчивые растения по признакам, установленным Заленским и Максимовым.

III. Закономерности развития листьев пустынных растений

Остановимся кратко на литературных данных: 1) на общих закономерностях дифференциации листа, 2) на условиях дифференциации листьев разных этажей прикрепления и 3) на условиях дифференциации листьев пустынных растений.

Очень трудно выделить общие закономерности дифференциации листа вне всякой связи с условиями, в которых она протекает. Пожалуй здесь нужно указать на следующее: 1) деление и растяжение клеток — два процесса, которые обусловлены разными гормонами (Кэгль, 27). Может быть сильное растяжение клеток без деления, и может быть активное деление без последующего растяжения. Как эти процессы будут протекать, это опять-таки обусловлено сложными внутренними и внешними условиями [Иост (Jost), 50]. 2) Смотря по функции клеток (например, замыкающие клетки, эпидермальные клетки), у разных видов плазма и ядро обладают различными свойствами, например, различным сопротивлением против определенных химических веществ, различной водопроницаемостью [Боас (Boas F.), 44; Губер (Huber), 48]. Из этих двух положений вытекает третье, установленное Тетлей (Tetley, 56) в ее эмпирической работе: различные ткани листа проходят три стадии дифференциации (деление, растяжение, изменение оболочек клеток — пропитывание их целлюлозой, суберином, лигнином, кутином) с различной быстротой.

Тетлей исследовала только семь растений, и уже на них выявилось большое разнообразие в поведении различных тканей листа при дифференциации. Приведу кратко результаты работы.

В меристематической стадии все клетки делятся быстро; количество плазмы увеличивается; метаболизм во всех клетках одинаковый. Эта стадия короткая. Затем начинается длительный процесс развития проводящих пучков. Конечный объем взрослого пучка сильно вариирует у различных видов. Объем и быстрота дифференциации проводящих пучков оказывают значительное влияние на тип мезофила; так, ассимиляционная ткань с верхней стороны листа, при сетчатом жилковании, развивается в петлях проводящих пучков. Если стадия дифференциации пучков быстро закончится, а ассимиляционные клетки еще будут продолжать делиться, то уже вследствие механических условий они смогут затем растягиваться, главным образом, лишь под прямым углом к поверхности листа, так как эпидермис оказывает меньшее сопротивление, чем одеревеневшая сетка жилок. Таким образом возникает столбчатая ткань. В листьях с параллельным жилкованием проводящие пучки не так велики и быстро заканчивают свое развитие — тип, характерный для всех однодольных растений: у них многочисленные пучки дифференцируются одновременно и не быстрее клеток мезофила. Стадия их растяжения не находится под влиянием тех условий, как у сетчатонервных листьев; отдельные клетки могут растягиваться более легко в направлении, параллельном к поверхности листа; поэтому ассимиляционные клетки в поперечном разрезе нередко оказываются четырехугольной (вернее многогранной) формы.

Очень большое значение для структуры листа имеют скорость и характер дифференциации эпидермиса. Так, эрикоидный тип листа обусловлен тем, что в эпи-

дермисах, особенно нижнем, рано прекращается деление, в то время как проводящая система дифференцируется медленно. У *Pinus silvestris* развитие складчатой паренхимы обусловлено той же причиной: ассимиляционные клетки продолжают расти, зажатые между одеревенелой эндодермой и толстостенной гиподермой. Интересно происходит дифференциация эпидермисов у *Salix alba*: здесь эпидермисы очень долго остаются меристематическими, затем раньше начинает дифференцироваться нижний эпидермис, — поэтому устьиц у взрослого листа больше на верхнем эпидермисе. Тетлей (56) очень критически относится к теории, что формирование палисадной ткани определяется влиянием света, и выдвигает новую теорию зависимости строения листа: 1) от быстроты развития различных тканей, 2) от разницы в быстроте деления ядра в различных тканях, 3) от типа метаболизма клеток различных тканей, 4) от внешних условий. Последний вопрос, однако, в ее работе совсем не разработан.

Известно, что Тимирязев придавал большое значение изучению процесса дифференциации, так как это необходимое условие для овладения формообразовательным процессом. Поэтому с точки зрения методической работа Тетлей интересна, но она обесценена тем, что в ней нет попытки подойти к изменению структуры, к управлению возникновением признаков путем изучения влияния внешних условий.

Нужно отметить, что «световая» теория Шталя (критикуемая Тетлей), стремившаяся объяснить строение листьев только влиянием одного фактора — света, уже его современниками была встречена как слишком примитивная и недоказательная. В противовес ей была выдвинута физиологическая теория Габерландта [Эберт (Eberdt), 47].

В экспериментальной литературе, главным образом прошлого века, вопрос влияния внешних условий на строение листа получил следующее разрешение:

1. Изменения в строении листьев, культивируемых при большом содержании водяных паров в окружающей атмосфере, идут в том же направлении, в каком они идут в листе, развивавшемся при менее интенсивном освещении.

2. Затрудненный доступ воды обусловливает ряд изменений, какие вызываются помещением растения в условия сильного испарения, а именно: 1) сокращение площади листа, 2) увеличение толщины листа, 3) уменьшение извилистости стенок клеток эпидермиса, 4) увеличение размеров клеток эпидермиса, 5) большую толщину его наружной стенки, 6) большее число устьиц, 7) большее развитие палисадной паренхимы, 8) меньшее развитие губчатой, 9) меньшее развитие межклетников, 10) более сильное развитие проводящей и механической ткани, 11) большее развитие выделительной ткани, 12) более интенсивную зеленую окраску, 13) обилие кристаллов щавелевого кальция (цитировано по Заленскому, 13).

В отношении строения столбчатой ассимиляционной ткани пришли к выводу, что ее наличие обусловлено несколькими причинами — интенсивным освещением, транспирацией, ассимиляцией, питанием (опыты Мольяра). Все эти условия так или иначе связаны друг с другом: «Nicht weil das Blatt irgend einer Pflanze, welches von intensivstem Sonnenlicht getroffen wird, sich vor allzugrosser Transpiration schützen will, legt es Palissadenparenchym an, sondern weil eben dies intensive Licht eine starke Assimilation und Transpiration herbeiführt» [Арешуг (Areschoug), 43].

«Сильное одеревенение, надо полагать, вызывает сильный свет и значительное испарение. Бек (Beck), Вайт, Коль, Лотелье нашли путем опыта, что механическая ткань становится тем более мощною, чем сильнее испарение. Шталь, Дюфур и Лотелье установили, что при ярком освещении ткань эта развивается сильнее, чем в темноте. Напротив, при усиленном орошении образование древесины у дуба и белой акации задерживалось; точно так же наблюдалось слабое развитие механических элементов при обильной поливке» [цитировано по Вармингу (9), стр. 177].

Экспериментальные работы последнего времени дают те же анатомические картины [Клементс и Уивер (Clements and Weaver), 45]. На основании цитированной литературы можно притти к выводу, что в свете данных о работе гормонов, разном химическом составе плазмы и ядер в различных тканях, разной ско-

рости дифференциации тканей, разном типе метаболизма в клетках, вопрос о закономерностях дифференциации листа очень усложняется, и мы еще далеки от его разрешения. По всей вероятности, если учесть некоторые выводы Т е г л е й, он будет решен для различных систематических и экологических групп растений по-разному.

Перейду теперь к закономерностям дифференциации листьев разных этажей прикрепления, к дифференциации верхних листьев. Существует единодушное мнение, что верхушка растения обладает бо́льшей сосущей силой. А л л е н (Allen) объясняет это тем, что оболочки молодых растущих тканей состоят из пектина [цитировано по Щ е п к и н о й (40)]. М а к с и м о в пишет, что большая сосущая сила у растущих клеток основана на слабой сопротивляемости оболочки в силу ее разрастания, а не на высоком осмотическом давлении (30). П р и н г с г е й м [Pringsheim (51)] и позже К а м п [Kamp (58)] экспериментально доказали, что верхние листья имеют большее количество воды, и при дефиците нижние листья легко отдают воду верхним. Таким образом, мне кажется очевидным, что в условиях нормального водоснабжения верхние листья в первых стадиях формирования развиваются в условиях хорошего водоснабжения. Во всяком случае, пока они еще не развернулись из почки, стадия деления у них не нарушается. По выводам самого же З а л е н с к о г о более сильное развитие нервации и большее количество устьиц на единицу поверхности у верхних листьев зависит только от меньшего разрастания клеток мезофила и эпидермиса, из-за действия отводящих токов. Если действие отводящих токов устранено, то строение верхних листьев по величине клеток не отличается от нижних (А л е к с а н д р о в, А л е к с а н д р о в а, Т и м о ф е е в, 3). Все остальные особенности строения верхних листьев (развитие столбчатой ткани, уменьшение межклетников) обусловлены теми же причинами, что и у листьев световых растений, так как верхние листья в силу своего положения находятся в условиях лучшего освещения и транспирации, чем нижние. В условиях избыточного водоснабжения у теневых растений разница в строении верхних и нижних листьев почти исчезает (13, 4). Таким образом факт отличия в строении верхних и нижних листьев и объяснение его (уменьшением величины клеток) нашли подтверждение в исследованиях многих авторов. Что касается положения З а л е н с к о г о о том, что верхние листья более ксероморфны, чем нижние, то этому есть ряд возражений.

Объяснение самого З а л е н с к о г о недоказательно. Как известно, он нашел подтверждение своей теории в том, что строение листьев растений освещенных местообитаний было в принципе такое же, как строение верхних листьев. Ошибка в том, как уже указывалось, что гелиофитов он отожествляет с ксерофитами. (Под рубрикой «ксерофитов» он приводит растения лесных опушек, пустырей и т. д.) Но если взять даже настоящих ксерофитов, то и здесь такие признаки строения, как сильное развитие столбчатой ткани, уменьшение межклетников, сильное опушение совпадут с признаками строения верхних листьев — мезофильных гелиофитов. Однако это объясняется не ксероморфностью последних, а тем, что ксерофиты большей частью являются и гелиофитами. Кроме того, если у ксерофитов проанализировать перечисленные признаки, то окажется, что они настолько количественно отличаются от мезофитов, что получаются совсем иные и качественные закономерности.

Обратимся к физиологическим данным о верхних листьях. П р и н г с г е й м (51) установил, что верхние листья вследствие того, что они не имеют никаких защитных приспособлений, транспирируют больше нижних, черпая из них запасы воды. Наблюдение над срезанными верхними и нижними листьями показывает, что нижние листья, обладая большим запасом воды и более развитыми защитными признаками, не высыхают дольше верхних.

Таким образом верхние листья, когда они изолированы, неспособны переносить водного дефицита, бороться с отдачей воды во время критически плохого водоснабжения; следовательно, они не обладают теми признаками, которые ряд авторов (А л е к с а н д р о в, 2; М а к с и м о в, 30; Л е б е д и н ц е в а, 28) считает основными признаками ксерофита.

Рассмотрим теперь закономерности дифференциации листьев пустынных растений. К общим условиям развития пустынных растений, кроме основного — недо-

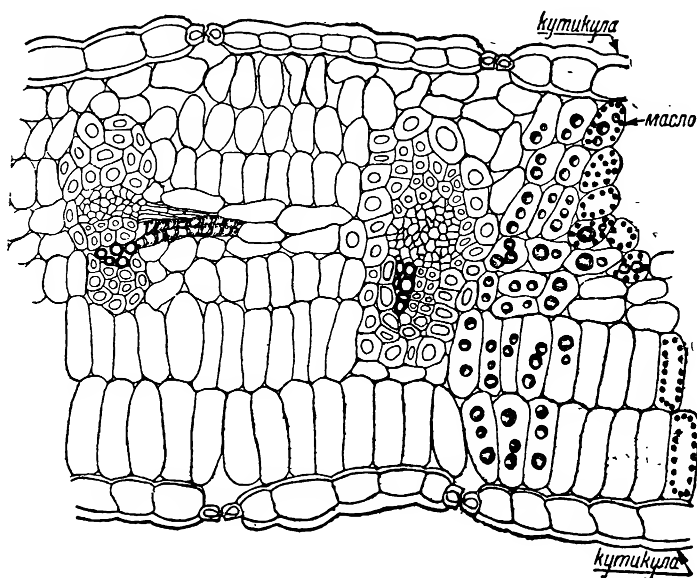


Рис. 1. *Cousinia oreodoxa* Borm. et Sint. Копет-даг. Кутикула очень тонкая. В ассимиляционной ткани очень много масла. Проводящие пучки имеют обкладку из механических волокон с одеревенелыми оболочками.

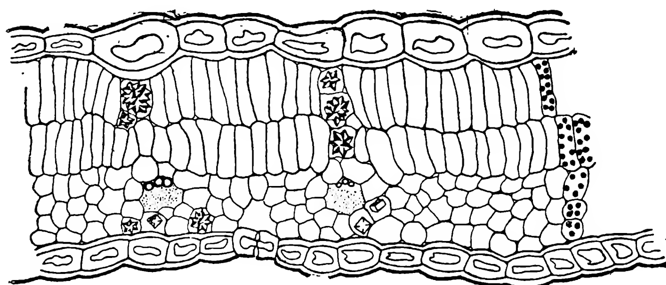


Рис. 2. *Rosa laxa* Retz. Бетпак-дала. Кутикула с обеих сторон тонкая. Оба эпидермиса имеют толстые стенки из пектиновых веществ. Ассимиляционная ткань заполнена маслом.

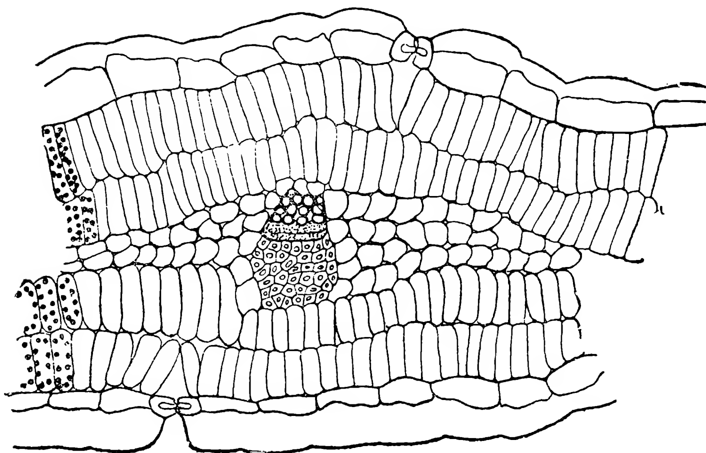


Рис. 3. *Astragalus chaetodon* Bge. Бетпак-дала. Кутикула с обеих сторон тонкая, стенки эпидермисов сильно утолщены. Механические волокна над проводящим пучком с целлюлезными

статка воды, следует отнести еще высокую температуру, интенсивное освещение и засоленность почвы (в последний геологический период в пустынях произошло накопление большого количества солей в верхних горизонтах). Если даже растения питаются пресными грунтовыми водами (*Alhagi*), все-таки они — галофиты, так как проростки их прошли через засоленную почву (Штокер, 55).

Специальные работы по развитию листьев пустынных растений мне неизвестны. В русской литературе утвердилось мнение, что закономерности их развития те же, что и верхних листьев мезофильных гелиофитов.

Анатомическими признаками ксерофитов принято считать: 1) толстую кутикулу, 2) утолщенные стенки эпидермиса, 3) погруженные многочисленные устьица, 4) закупорку устьиц, 5) наличие в клетках эпидермиса слизей, масла, кристаллов,[1] 6) общая мелкоклетность и плотность тканей, 7) развитие столбчатой ассимиляционной ткани, 8) наличие водоносной ткани, 9) наличие запасающих тканей,

[1] Роли слизистых дубильных веществ и масла особенно важное значение для жизни пустынных растений придает Т. В. Щепкина (40)

10) сильное развитие проводящей системы, 11) сильное развитие склеренхимы.

На основании экспериментальных работ установлена следующая взаимосвязь между факторами среды и строением. Развитие проводящей системы у склеренхимы связано с сильной транспирацией и освещением [Дельф (Delf), 46; Радкевич, 35; Симон (Simon), 53].

По моим наблюдениям эти признаки относятся к растениям только пустынь средиземноморского типа, где есть хотя бы временное достаточное водоснабжение (рис. 1, 2, 3). Утолщение стенок Гебель рассматривает как результат избытка ассимилятов при ограниченном росте клеток. Развитие кутикулы обусловлено атмосферной сухостью (46). Условия развития столбчатой паренхимы уже были рассмотрены. Основные признаки ксерофильного листа — редукция листовой пластинки, плотность и мелкоклетность тканей — обусловлены недостаточным увлажнением и сильным светом, которые тормозят рост органов. Общее же явление роста распадается на два процесса — деление и растяжение. Какой же из двух этих процессов преобладает при формировании ксероморфного листа у пустынных растений?

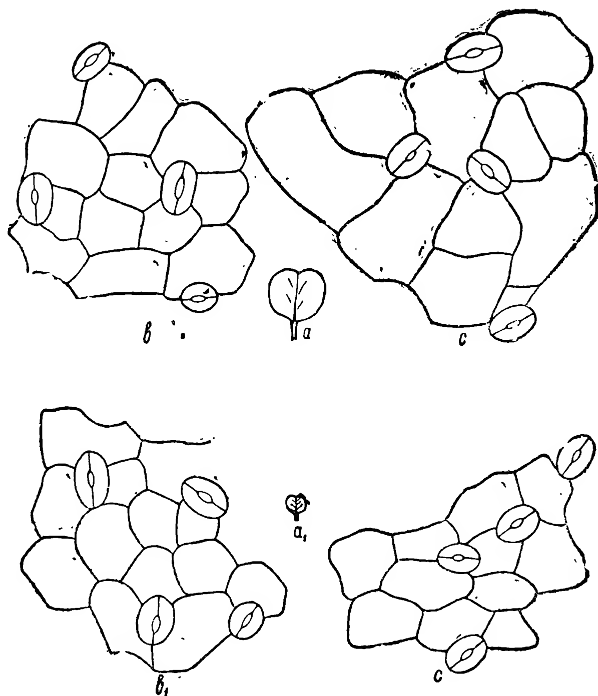


Рис. 4. Весенний (*a*) и летний (a_1) листья *Smirnovia turkestana* Bge; *b* и b_1 — верхний эпидермис; *c* и c_1 — нижний эпидермис.

Известно, что в Каракумах весенние листья развиваются в условиях, вполне благоприятных (средняя температура апреля 17.9°, мая 25.1°; осадков: апреля 17.2 мм, мая 7.1 мм).

С наступлением водного дефицита эти листья опадают. Взамен их развиваются новые листья гораздо меньшей площади (рис. 4, 5, 6). Они являются чрезвычайно ксероморфными, так как развиваются и функционируют при большом водном дефиците (средняя температура: июнь 29.9°, максимальная 45.9°; осадков 2 мм; июль: температура 32.3°, максимальная 46°; осадков 0.2 мм). Однако анатомическое исследование весенних и летних листьев показало, что по величине клеток они отличаются незначительно, количество устьиц в поле зрения у тех и других почти оди-

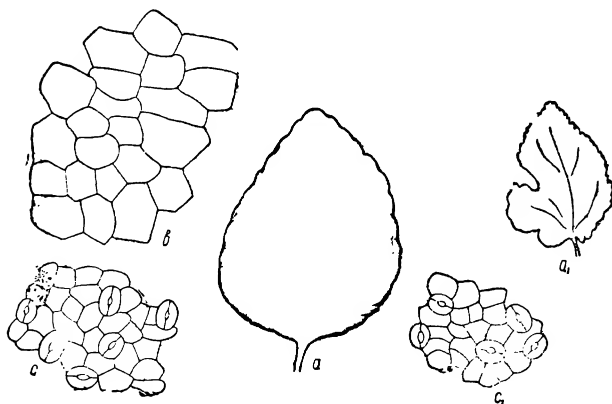


Рис. 5. Весенний (*a*) и летний (a_1) листья шелковицы; *b* — верхний эпидермис; *c* и c_1 — нижний эпидермис.

наковое.[1] Следовательно, не может быть сомнения, что уменьшение листовой пластинки летних листьев обусловлено не мельчанием клеток, а меньшим количеством тканей, т. е. уменьшение листа происходит за счет короткой стадии деления и быстрой дифференциации тканей, причем растяжение клеток протекает вероятно столько же времени, как и весной. Мне кажется, короткая стадия деления в условиях пустыни является характерной не только для развития летних листьев, а есть общая закономерность развития листьев ксерофитов. Можно полагать, что и в процессе эволюции микрофилия пустынных растений выработалась под влиянием сухости и сильного освещения, благодаря укороченной стадии деления и быстрой дифференциации тканей. Быстрая дифференциация (я подразумеваю окончательную дифференциацию), само собой понятно, ограничивает и стадию растяжения клеток, а так как меристематические ткани всегда плотные, то это обусловливает и большую плотность тканей листа ксерофита.

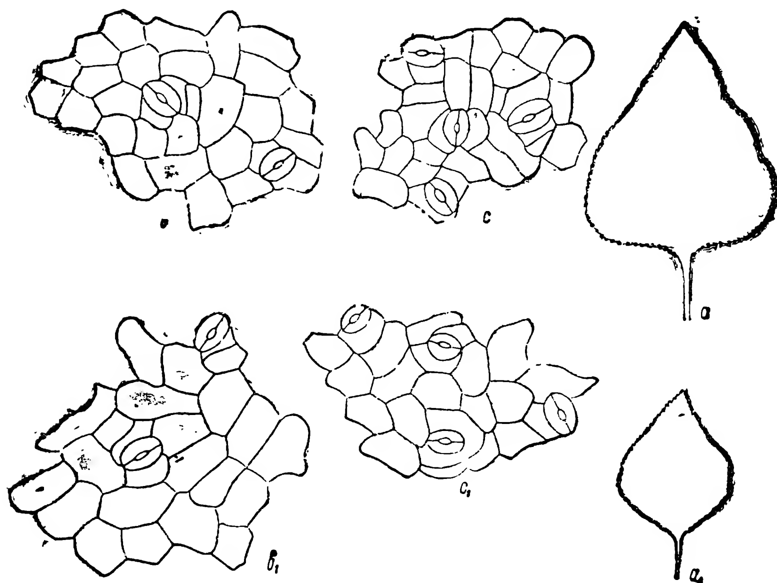


Рис. 6. Весенний (a) и летний (a_1) листья пирамидального тополя; b и b_1 — верхний эпидермис, c и c_1 —нижний эпидермис.

Степень растяжения клеток так же, как процесс их деления, в разных тканях листа ксерофитов выражена по-разному. Известно, что ксероморфный лист характеризуется большей толщиной пластинки, чем мезофильный, благодаря большому количеству рядов ассимиляционной ткани. Следовательно, деления в ассимиляционной ткани, параллельной поверхности листа, у ксерофитов выражены даже несколько больше, чем у мезофитов. Но нередко большая толщина листа ксерофитов обусловлена не бо̀льшим количеством рядов столбчатой ткани, а главным образом бо̀льшей высотой их клеток. Эпидермис многих пустынных растений, в противоположность установившемуся убеждению, по сравнению с другими тканями листа, не является мелкоклетным, что, по мнению некоторых авторов, связано с его суккулентностью, так как именно в эпидермисе скапливается большое количество кристаллов, которые притягивают воду (Ё н с о н, 49); по мнению других, клетки эпидермиса являются резервуарами слизистых веществ, которые играют большую роль в регулировании транспирации (Щ е п к и н а, 40).

Подводя итоги главе, можно сделать следующие выводы:

1. Основной закономерностью развития верхних листьев, как это подчеркивали З а л е н с к и й и М а к с и м о в, является укороченная стадия растяжения клеток, вызванная действием отводящих токов.

2. Основной особенностью развития ксерофильных листьев являются короткая стадия деления клеток и быстрая дифференциация тканей. Это приводит к микрофилии, мелкоклетности некоторых тканей и плотной сомкнутости клеток.

[1] В а с и л ь е в (11) первый в Репетеке анатомировал весенние и летние листья *Smirnovia turkestana* и пришел к заключению, что и здесь дело обстоит по закону З а л е н с к о г о, так как у летних листьев на два устьица в поле зрения больше, чем у весенних. Таблица говорит сама за себя. Может ли такое незначительное изменение величины клеток привести к сильному уменьшению площади листа?

Стадию растяжения различные ткани листа проходят по-разному: особенной мелкоклетностью характеризуется ассимиляционная ткань; проводящая ткань, в зависимости от условий транспирации, может быть выражена по-разному, эпидермис у многих растений пустыни крупноклетный. Количество устьиц у пустынных растений с пластинчатым листом большое, но, учитывая наличие огромного количества водоудерживающих веществ в их тканях, может быть правильнее этому признаку придавать прежде всего значение, как облегчающему ассимиляцию, а не транспирацию.

Количество устьиц у пустынных растений на 1 мм[2]

		Верхний эпидермис	Нижний эпидермис
1. *Eurotia ceratoides* f. *pratensis*	Зап. Памир	60	125
2. *Eur. ceratoides* f. *deserticola*	Вост. Памир	135	270
3. *Astragalus Muschketovii*	Вост. Памир	135	210
4. *Ammodendron Conollyi*	Кара-кумы	180	190
5. *Astragalus schachdarinus*	Зап. Памир	60	75

Очень большая группа растений пустыни — это галофиты,[1] которые, как известно, характеризуются исключительной крупноклетностью. Мелкоклетность не является универсальным признаком для ксерофитов наших пустынь, так как ряд растений имеет строение, переходное к галофитам, благодаря питанию засоленными грунтовыми водами, или к суккулентам (например, терескен, каллигонумы) (Фомина, 41).

Редукция роста в пустыне, в частности редукция листовой пластинки в процессе онтогенеза, как и в процессе эволюции, обусловлена прежде всего водным дефицитом.

IV. Результаты изучения анатомических коэффициентов культурных растений в пустыне Кара-кумы

Чтобы иллюстрировать еще раз ненадежность метода анатомических коэффициентов при селекции засухоустойчивых растений, приведу данные анатомического анализа по кормовому и столовому арбузу, выращенных в 1935 г. на физиологических участках Репетекской Песчаной станции ВИРа.[2]

Анатомическому анализу были подвергнуты следующие сорта арбуза: 1) кормовый, 2) Мурашка-богаевский, 3) Крымский победитель, 4) Ажиновский (последние три столовые). Эти сорта были выращены в следующих условиях: с поливом, без полива, на открытом пространстве у рядовых защит до 50 см вышиной, которые защищали растений от засыпания песком и давали небольшую тень. Кроме того, при посеве семена арбузов подвергались различным методам физиологического воздействия: вымачивались в растворе KNO_3, H_3BO_3, яровизировались, яровизировались и затем эфиризировались (табл. 1).

Исследовались листья разных этажей прикрепления и разного срока развития, так как у всех сортов арбузов так же, как и у представителей аборигенной флоры, весенние листья сменяются летом более мелкими.

Анатомические коэффициенты у столовых арбузов при всех вариациях культуры соответственно больше, чем у кормового сорта (см. таблицу). Это является подтверждением указаний Колкунова, что анатомические коэффициенты — величина более или менее постоянная для сорта. Изменение анатомических коэффициентов листьев разных этажей прикрепления сохраняют ту закономерность, которую установил Заленский.

Что касается листьев разного срока развития, то здесь закон Заленского теряет свою силу: так же, как у представителей аборигенной флоры сильное умень-

[1] Условия дифференциации тканей галофитов подробно освещены в работе Штокера (55).

[2] Считаю долгом выразить благодарность С. И. Кокиной за предоставленный материал и ценные советы.

ТАБЛИЦА 1

Количество устьиц у кормового и столового сорта арбуза (в поле зрения микроскопа)

№ по порядку	Название сорта	Лист	Количество устьиц		Полив	Защита	Физиологическое воздействие
			верхнего эпидермиса	нижнего эпидермиса			
1	Кормовый	4	12	23	—	—	—
2	Кормовый контроль ...	4	13	16	—	+	—
3	Кормовый	5	12	23	—	+	KNO_3
		4	10	19	+	+	—
4	Кормовый	5	8	19	—	—	Яровизация 5 дней + эфиризация
5	Мурашка-богаевский ..	4	23	22	+	+	Контроль
		4	30	43	+	+	H_3BO_3
6	Ажиновский	4	26	41	+	+	Контроль
		4	21	31	+	+	KNO_3

щение пластинки листьев, развившихся летом, взамен опавших, происходит не за счет мельчания клеток, а за счет рано останавливающегося деления клеток и их быстрой дифференциации.

У поливных экземпляров кормового арбуза (по столовым сортам неполивных участков не было), независимо от вариаций физиологических воздействий, устьиц на единицу поверхности больше, чем у неполивных экземпляров, причем клетки эпидермиса не мельче, а при некоторых вариациях даже крупнее, чем у неполивных. Этот факт нужно рассматривать не как увеличение количества устьиц у поливных растений, а как их уменьшение у неполивных экземпляров. В литературе уже известны факты уменьшения количества устриц при сильной почвенной засухе (Васильев, 10; Радкевич, 36).

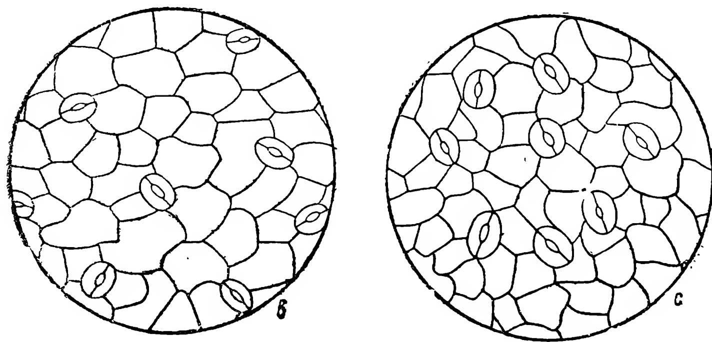


Рис. 7. Кормовый арбуз. Эпидермисы с 4-го листа растения, выращенного без полива с защитой (контроль); *b* — верхний эпидермис; *c* — нижний эпидермис.

Мне кажется, что снижение количества устьиц при сильном недостатке воды можно объяснить ускорением процесса дифференциации. Устьичные клетки не успевают закончить своей дифференциации, в то время как деление и формирование клеток остановилось. В некоторых местах эпидермиса видны клетки, похожие своим очертанием на две замыкающие клетки устьица, но деление клетки не произошло. У экземпляров, выращенных у защиты (у всех сортов) структура листа меняется в сторону «теневого строения»: клетки столбчатой ткани становятся короче, клетки губчатой — более рыхлые, количество устьиц на нижней стороне значительно меньше, чем у незащищенных экземпляров. Этот факт вполне совпадает с указанием Александрова (2), что даже очень незначительное затенение вызывает глубокие анатомо-физиологические изменения в растениях. Кормовой сорт арбуза, подвергнутый физиологическому воздействию, имеет более крупные

клетки по сравнению с контролем, но меньшее количество устьиц. В этом случае большая крупноклетность может быть объяснена тем, что стимулированные растения развивались более интенсивно, и дифференциация их клеток проходила в лучших условиях, чем у растений контроля с более замедленным развитием (рис. 7, 8). У экземпляров, обработанных KNO_3 и выращенных без полива, имеется значительное количество масла, особенно в верхнем эпидермисе; в некоторых клетках капли его сливаются, заполняя всю полость клетки. Несколько меньшее количество масла имеется в клетках листьев у арбузов, подвергнутых яровизации и яровизации + эфиризации. Но растения, обработанные саксауловой вытяжкой, по сравнению с ними, имеют незначительное количество масла.

Все перечисленные вариации на поливе имеют масла значительно меньше, чем неполивные, у контроля же неполивного и особенно у поливного масла едва заметные капли, главным образом в эпидермисе.

У кормового арбуза, посева 7 мая строение листа почти не отличается от контроля посева 30 марта:

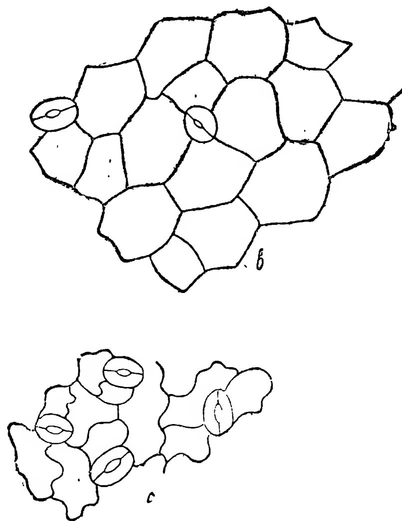


Рис. 8. Кормовый арбуз. Эпидермисы с 5-го листа растения, выращенного без полива с защитой, яровизованного + эфиризация; *b* — верхний эпидермис, *c* — нижний эпидермис.

V. Результаты анатомического анализа столовых арбузов

Столовые сорта отличаются от кормового большей мелкоклетностью, большим количеством масла в покровных тканях, более густым опушением, большим количеством устьиц. Наибольшей мелкоклетностью и большим количеством устьиц отличается Ажиновский сорт. Крымский Победитель крупноклетнее, но имеет в покровных тканях большое количество устьиц.

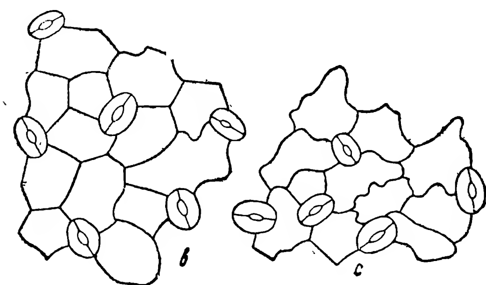


Рис. 9. Мурашка. Эпидермисы с 4-го листа растения, выращенного с поливом и защитой (контроль); *b* — верхний эпидермис; *c* — нижний эпидермис.

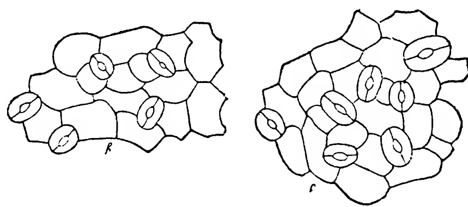


Рис. 10. Мурашка. Эпидермисы с 4-го листа растения, выращенного с поливом и защитой, обработанного при посеве H_3BO_3; *b* — верхний эпидермис, *c* — нижний эпидермис.

У столовых сортов, подвергавшихся физиологическим воздействиям, так же, как у кормового арбуза, количество масла в эпидермисе увеличивается, и появляются капли в столбчатой паренхиме. Наибольшим количеством масла и наибольшей мелкоклетностью отличается сорт Мурашка, обработанный при посеве H_3BO_3 (рис. 9, 10). Фотопериодические экземпляры Крымского Победителя масла в тканях почти не имеют и отличаются от других вариаций этого сорта большим количеством устьиц, при той же величине эпидермальных клеток. Воздействие KNO_3

на Ажиновский сорт показало те же результаты, что и на кормовой: при этом происходит значительное увеличение капель масла и величины клеток, и за счет последней некоторое уменьшение числа устьиц на единицу поверхности.

Сопоставляя строение листьев сортов арбузов и интродуцированных древесных растений с их развитием и физиологическими свойствами, можно сделать следующие выводы. Одним из решающих моментов более или менее нормального развития растения в пустыне является наличие значительного количества устьиц на обеих сторонах листа (арбузы), или очень большого количества только на нижней стороне (лох, тут, карагач, серебристый тополь). В этом случае верхний эпидермис имеет ряд защитных приспособлений, как обильное опушение (лох), кремневые клетки (тут), кристаллический песок, толстую кутикулу, масло и дубильные вещества. Растения с небольшим количеством устьиц, даже при наличии нескольких защитных признаков (большое количество масла, дубильных и слизистых веществ, толстой кутикулы) имеют в Кара-кумах угнетенное развитие (гранат, гледичия). По мнению С. И. Кокиной (20), растения с малым количеством устьиц испытывают голодание. Кроме того, большое количество устьиц обеспечивает более сильную транспирацию, которая имеет большое значение для охлаждения от перегрева довольно большой листовой пластинки интродукционных растений (Кокина, 20). Связи между мелкоклетностью и лучшим развитием растения нет. Сорта кормового и столового арбуза, обработанные при посеве KNO_3, отличаются крупноклетностью тканей и особенно эпидермиса; тем не менее эти экземпляры по сравнению с более мелкоклетными вариациями имеют лучшее развитие и более жизнедеятельный вид. Попутно надо подчеркнуть, что обработка KNO_3, вызывает значительное увеличение масла. Исключением является сорт Мурашка; обработанный H_3BO_3, отличаясь мелкими листьями и исключительной мелкоклетностью тканей, большим количеством масла в листе, эта вариация по количеству урожая стояла на первом месте. Все экземпляры, выращенные у защиты, отличаются гораздо лучшим развитием, чем незащищенные, хотя по анатомическому строению должно было бы быть наоборот, так как они имеют более рыхлые и крупноклетные ткани.

Итак, подводя итоги приведенным кратким результатам работы лета 1935 г., я должна отметить, что попытка применить закон Заленского в условиях пустыни к отбору наиболее засухоустойчивых растений выявила его несостоятельность, так как величина клеток и большое количество устьиц бывают, во-первых, не связаны друг с другом, во-вторых, могут быть результатом задержки или ускорения разных фаз дифференциации листа. Если строение сопоставить с развитием растения, то окажется, что в одном случае наиболее жизнедеятельные экземпляры характеризуются крупными клетками, в другом — исключительно мелкими.

Огромное значение имеют величина и форма пластинки листа интродукционных растений. По сравнению с растениями аборигенной флоры, пластинка листа интродукционных растений представляет значительную площадь и сильно страдает от перегрева (Кокина, 20). Одним из условий, ослабляющих действие перегрева, является сильная транспирация; поэтому положительным признаком в строении интродукционных растений будет большое количество устьиц, большее, чем у представителей аборигенной флоры, листовая пластинка которых сильно редуцирована.

Заключение

Анатомические признаки строения листьев верхнего этажа прикрепления были приняты Заленским (13) за ксероморфные и механически перенесены на строения листа ксерофита. Развитие листьев верхнего этажа прикрепления подчинено закономерностям развития всего организма. На самых ранних стадиях развития, благодаря большой сосущей силе, верхние листья находятся в условиях более или менее достаточного водоснабжения, и стадию деления ткани проходят нормально. Стадия растяжения клеток верхних листьев, благодаря деятельности отводящих токов, короче, чем у нижних листьев. Это обусловливает их мелкоклетность, большое количество устьиц и жилок на единицу поверхности.

Основным условием, определяющим жизнь и развитие пустынных растений, является недостаточное водоснабжение, возрастающее в вегетационном периоде.

Одной из реакций на это условие является редукция листовой пластинки. Анатомический анализ показал, что редукция листовой пластинки в процессе онтогенеза у пустынных и интродукционных растений обусловлена короткой стадией деления клеток и быстрой дифференциацией тканей. Присутствие и степень выражения того или иного ксероморфного признака зависит от систематического положения и экологического типа растения, но, обобщая, можно отметить следующие анатомические особенности пустынных растений:

1. Мелкоклетность и большое количество устьиц не является универсальным признаком пустынных растений.

Одним из условий, определяющих величину клеток, является степень галоморфизма растения. Величина клеток тканей у различных растений различна; в одном случае может быть крупноклетен эпидермис, в другом ассимиляционная ткань, в третьем водоносная паренхима.

2. Склерофикация тканей листа характерна только для ксерофитов пустынь средиземноморского типа (Копет-даг, Западный Памир, Кара-кумы). У листа ксерофитов наиболее суровых пустынь — центрально-азиатского типа (Восточный Памир, Бедпак-дала) склероз тканей отсутствует (развитие механической ткани значительно ослаблено, и оболочки их клеток неодеревенелые).

3. У большинства пустынных растений листья более или менее эфемерны. Кутикула таких листьев не отличается значительной толщиной.[1] Сильным развитием кутикулы характеризуются листья или заменяющие их ассимиляционные веточки, функционирующие весь или даже несколько вегетационных периодов (виды акантолимонов, ассимиляционные веточки эфедры, *Amygdalus scoparia*). Ассимиляционные органы суккулентного типа даже с длительным вегетационным периодом имеют тонкую кутикулу (Радкевич и Василевская, 37; Коровин, 12).

4. Наиболее общим признаком строения листа пустынных растений является сильное утолщение стенок эпидермиса (главным образом верхнего) и наличие в полостях клеток слизистых веществ (в эпидермисе, ассимиляционной ткани, идиобластах), наличие дубильных веществ (в эпидермисах, ассимиляционной ткани, идиобластах), наличие масла (главным образом в верхнем эпидермисе и прилегающих к нему слоях ассимиляционной ткани).

5. Основными анатомическими признаками для более или менее нормально развивающихся интродукционных растений в Кара-кумах является большое количество устьиц и наличие масла.[2]

На основании изложенного следует прийти к выводу, что, во-первых, анатомические коэффициенты не дают полной характеристики ксероморфоза растений; во-вторых, близкие анатомические коэффициенты еще не гарантируют идентичности физиологических процессов; так, при большом количестве устьиц и густом жилковании у растений пустынь центрально-азиатского типа испарение ограничено большим количеством водоудерживающих веществ, в то время как растения пустынь средиземноморского типа в период хорошего увлажнения развивают сильное испарение, что обусловливает развитие склеренхимы.

Оценку ксероморфности растения можно дать лишь после того, как будут учтены все особенности растения и, выделив из них ведущие, согласно второму закону Заленского, базировать на них отбор данной группы.

---

[1] Поэтому очень интересны выводы работы Кампа (58). Он показал, что во многих случаях листья с тонкой кутикулой имеют меньшую кутилярную транспирацию, чем с толстой.

[2] Большое количество устьиц обеспечивает им высокую ассимиляцию и транспирацию. По мнению Кокиной, высокая транспирация является одним из условий, понижающих перегрев довольно крупных пластинок листьев интродукционных растений. Транспирация и количество устьиц у них выше, чем у представителей аборигенной флоры, с сильно редуцированным листом.

Литература

1. Александров В. Г. Анатомия и селекция. Соц. растениеводство, № 3, 1932. — 2. Александров В. Г. Об интенсивности транспирации некоторых травянистых растений. Записки Научн. прикл. отд. Тифл. Бот. сада, вып. 4, 1924. — 3. Александров В. Г., Александрова, Тимофеев. Водоснабжение листа и его строение. Записки Научн. прикл. отд. Тифл. Бот. сада, вып. 2, 1921. — 4. Александров В. Г. и Джапаридзе Л. И. Материалы к познанию мощности проводящей системы в листовых черешках. Бот. журн. СССР, т. 19, 2, 1934. — 5. Арциховский В. Физиология репетекских псаммофитов. Тр. по прикл. бот., серия I, вып. 1, 1933. — 6. Баранов П. Материалы к анатомии горных растений. Бюлл. САГУ, № 8, 9, 10, 1925. — 7. Вавилов Н. Селекция засухоустойчивых сортов. — 8. Вавилов Н. Научные основы селекции пшеницы. Сельхозгиз, 1935. — 9. Варминг Э. Распределение растений. 1902. — 10. Васильев И. К вопросу об анатомо-физиологических соотношениях у пшеницы. Тр. с.-х. опыт. уч. Дона и Кавказа. 1925. — 11. Васильев И. Водное хозяйство растений Каракумов. Тр. по прикл. бот., т. 25, 1931. — 12. Коровин Е. Экологические особенности главнейших растений Бетпак-дала. Тр. САГУ, серия 8-в, Ботаника, вып. 23, 1935. — 13. Заленский В. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киев. Полит. ин-та, год 4-й, кн. 1, 1904.—14. Заленский В. О признаках засухоустойчивости у растений Юго-востока. Сельское и лесное хоз., № 12, 1922. — 15. Келлер Б. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Воронеж, 1923. — 16. Келлер Б. Проблема ботанического изучения пустынь и засоленных почв. Докл. на 3-м Всесоюзном съезде ботаников. 1928. — 17. Келлер и Лейсле. Растение, как живая машина. 1922. — 18. Келлер с сотрудниками. Очерки по экологии растений. Сов. бот., № 2 1933, № 4, 1934. — 19. Кокина С. Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений Кара-кумов. Проблемы раст. освоения пустынь, вып. 4, 1935. — 20. Кокина С. Изыскание методов физиологического воздействия на внедряемые в пустыню культурные растения и их характеристика. Отчет за 1935—1936 гг. Рукопись. — 21. Колкунов. К вопросу о выработке выносливых к засухе рас культурных растений. Изв. Киев. Полит. ин-та, 1904, 1907. — 22. Колкунов. О наследственной передаче величины клеток. Изв. Киев. Сахаротреста, 1928. — 23. Колкунов. Дальнейшее исследование над засухоустойчивостью. «Наука на Украине», 1922. — 24. Коровин Е. Растительность Средней Азии, 1935. — 25. Кузьмин. Водный баланс и засухоустойчивость растений. Тр. прикл. бот., т. 23, вып. 2, 1929—1930. — 26. Кузьменко и Воробьев. Биологические основы орошения полевых культур. Академия Наук СССР. 1935.—27. Кэгль Ф. О веществах роста группы ауксина и биоса. Успехи биологической химии, вып. 7, 1936. — 28. Лебединцева Е. Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухо- и морозоустойчивостью. Тр. прикл. бот., т. 23, вып. 2, 1929—1930. — 29. Макарова Н. Эколого-анатомические исследования некоторых видов лиан. Сов. бот., № 4, 1936. — 30. Максимов Н. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Приложение к Тр. прикл. бот., 1926. — 31. Максимов Н. Физиологическое значение ксероморфной структуры. Тр. прикл. бот., т. 25, вып. 3, 1930—1931. — 32. Поплавская с сотрудниками. Тр. О-ва естествоиспытат. отд. бот., т. LXIV, вып. 2, 1935. — 33. Перлова Р. Анатомо-физиологическое исследование картофельного растения. Рукопись. — 34. Петров М. Корневые системы растений Кара-кумов. Тр. по прикл. бот., серия 1, вып. 1, 1933. — 35. Радкевич О. Развитие склеренхимы в осевых органах среднеазиатских гелиофитов. Бюлл. САГУ, вып. 14, 1926. — 36. Радкевич. Количественно-анатомический анализ листа риса, культивируемого в условиях различной влажности. Вопросы экологии и биоценологии, 1934. — 37. Радкевич и Василевская В. Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм Кара-кумов. Тр. по прикл. бот., серия 1, № 1, 1933. — 38. Тимирязев К. Дарвинизм и селекция. Сельхозгиз. 1937. — 39. Шапаренко К. Сравнительные анатомо-экологические исследования листочков перистых листьев и филлодиев у *Acacia melanoxylon*. Сов. бот., № 2, 1933. — 40. Щепкина Т. Исследование пектиновых веществ, как коллоидов у растений. Бот. журн. СССР, т. 18, 1933. — 41. Фомина А. К характеристике анатомических особенностей листьев терескена. Сов. бот., № 4, 1936. — 42. Якушина и Вавилов Н. Анатомическое исследование рас овса. Журн. опыт. агрономии. 1912. — 43. Areschoug. Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen. Engl. Bot. Jahrb. Bd. II, 1882.— 44. Boas. Versuche zu einer Zelldifferenzierungslehre. Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. L. 1932. — 45. Clements F., Weaver E., Hanson H. Plant competition. Washington, 1929. — 46. Delf M. The meaning of xerophily. Journal of Ecology, vol. III, № 2, 1915. — 47. Eberdt. Über das Palissadenparenchym. Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. VI, 1880. — 48. Huber B. Beiträge zur Kenntnis der Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. LI, H. 1, 1933. — 49. Jönsson B. Zur Kenntnis des anatomischen Baues der Wüstenpflanzen. Acta Universitatis Loundensis. Lund. Bd. XXXVIII, 1902. — 50. Jost L. Wuchsstoff und Zellteilung. — 51. Pringsheim. Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrbüch. f. wissensch. Bot. Bd. 43, 1906. — 52. Schimper A. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 1898. — 53. Simon S. Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewächsen. Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. 45, 1908. — 54. Stocker O. Das Halophytenproblem. Ergebnisse der Biologie. Bd. 3, Berlin, 1928. — 55. Stocker O. Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen. — 56. Tetley U. Tissue

differentiation in some foliage leaves. Ann. of botany, vol. L, № CXCIX, 1936.— 57. Volkens. Die Flora der Ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin, 1887. — 58. Kamp H. Untersuchungen über Kutikularbau und kutikuläre Transpiration von Blättern. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 72, 1930.

V. K. VASILEVSKAYA

On the significance of anatomical coefficients as indicators of drought resistancy in plants

Summary

Zalensky (13) thought that the leaves of the upper tier were xeromorphous in their anatomical structure and mechanically extended this notion to the leaf structure in the xerophytes. The development of the leaves of the upper tier is governed by the same laws as the development of the whole organism. During the earliest stages of development the upper leaves owing to the great suction power are more or less adequately supplied with water and the stage of tissue division proceeds normally. Owing to the activity of the diverting streams the stage of cell expansion is of shorter duration in the upper leaves than in the lower ones. To this fact are due the small size of the leaves and the great number of stomata and veins per surface unit. The main factor determining the life and development of desert plants is the insufficient water supply progressively deteriorating as the growing season proceeds.

One of the responses to this condition is the reduction of the leaf blade. Anatomical analysis showed the reduction of the lamina in desert and introduced plants observed in ontogenesis to be due to the short duration of the stage of cell division and the rapidly proceeding differenciation of the tissues. The presence of any xeromorphous character and the degree of its manifestation depend on the systematic position and the ecological type of the plant. The anatomical peculiarities of desert plants may be however generalized as follows:

1. Small size of the leaves and a great number of stomata are not characters common to all desert plants.

One of the conditions determining the size of the cells is the degree of halomorphism of the plant. The size of the cells of the tissues varies in the different plants: in one instance the epidermis, in another the assimilative tissue and in a third one the water carrying parenchyma may consist of large sized cells.

2. Sclerotic leaf tissues are characteristic only of the sclerophytes of the deserts belonging to the mediterranean type (Kopet-dag, the western Pamir, Kara-kum). The leaves of the xerophytes of the extreme type of deserts belonging to Central Asia (the western Pamir, Bedpak-dala) do not exhibit sclerosis (the mechanical tissue shows rather poor development and the walls are not lignified).

3. In the majority of desert plants the leaves are more or less ephemeral. The cuticle of such leaves is of inconsiderable thickness. Therefore the conclusions drawn by Kamp (38) from his investigation are of great interest. It is shown there that in many instances cuticular transpiration in leaves with a thin cuticle is less considerable than in those with a thick cuticle. A strongly developed cuticula is a characteristic feature of leaves or assimilative branchlets performing their function during the whole vegetative season or even several seasons (species of *Acantholimon*, the assimilative branchlets of *Ephedra*, *Amydgalus scoparia*). The assimilation organs of a succulent type including even those with a long vegetative period have a thin cuticle (Radkewicz and Vasilevskaya, 37; Zakrzewsky and Korovin, 12).

4. The most common structural character of the leaves of desert plants is the considerable thickness of the epidermal walls (chiefly the upper one), the presence of mucilagenous substances in the cell cavity (in the epiderm, the assimilative tissue, the idioblasts), the presence of tannic substances (in the epiderms, assimilative tissue, idioblasts), the presence of oils (chiefly in the upper epiderm and the adjoining layers of assimilative tissue).

The principal anatomical feature in more or less normally developing introduced plants is the great number of stomata and the presence of oil. The great number of stomata secures high assimilation and transpiration. According to K o k i n a high transpiration is one of the conditions reducing overheating in the rather large leaf blades of introduced plants. Their transpiration is higher and the number of their stomata is greater than in the native flora with greatly reduceed leaves.

From the foregoing it may be concluded: firstly that the anatomical coefficients do not fully characterize xeromorphism in a plant and secondly that similar anatomical coefficients do not secure identity of physiological processes. Thus in the presence of a great number of stomata and dense venation transpiration in the plants of the deserts belonging to the Central Asia type transpiration is reduced owing to great quantities of water holding substances, while the plants of the deserts belonging to the Mediterraneam type under favourable moisture conditions transpire freely, which leads to the development of the sclerenchyma.

Xeromorphysm in a plant can be estimed only by taking into account all its peculiarities and singling out the leading ones (according to Z a l e n s k y's second law) and by basing on them the selection of the group in question.

Е. Н. СИНСКАЯ

Видообразование люцерны в области главного Кавказского хребта и Дагестана

С 3 рисунками

(Получено 20 XII 1937)

Продолжая работу по изучению кормовых ресурсов Кавказа, мы летом 1936 г. обследовали некоторые районы Дагестана и Карачаевской области, а в 1937 г. совершили небольшую экспедицию в горную Кабардино-Балкарию. Попутно с основной работой по сбору исходного материала для селекции кормовых растений, мы производили наблюдения над составом растительных популяций видов *Medicago* в различных местообитаниях и вертикальных поясах, в целях конкретизации формообразовательных процессов. Наши исследования 1936 и 1937 гг. являются продолжением той работы по видообразованию у люцерны, которая протекала в Закавказье, и результаты которой опубликованы в 1935 г.

В экспедиции 1936 г., кроме автора этой статьи, участвовали сотрудники ВИРа: М. С. Щенкова (Карачаевская область) и Б. И. Сечкарев (Дагестан); в экспедиции 1937 г. принимала участие Н. В. Шарапова. Я приношу им свою глубокую благодарность за ту весьма существенную помощь, которую они мне оказали во всей данной работе.

I. ДИКИЕ ЛЮЦЕРНЫ ДАГЕСТАНА

Сплошное исследование Дагестана могло бы дать очень много для конкретизации формообразовательного процесса у видов люцерны. Мы, к сожалению, должны были ограничиться небольшим маршрутом, основные пункты которого оказались, однако, удачно подобранными для нашей цели.

1. Популяции дикой люцерны в приморской зоне плоскостного Дагестана

Плоскостной Дагестан, как известно, занят ксерофильной, сухостепной, полупустынной и даже пустынной растительностью. Годовое количество осадков в этой зоне не так уже мало (табл. 1), но оно часто неравномерно распределяется; в Дербенте, например, большая часть дождей приходится на осеннее время, а весной и в первой половине лета почва обычно совершенно пересыхает. Высокая температура летом вызывает сильное испарение. Рыхлость грунта способствует быстрому просачиванию осадков в глубину, и корневая система растений не успевает перехватывать эти осадки в тех случаях, если корни не отличаются способностью проникать в почву на большую глубину. В приморской зоне плоскостного Дагестана мы сделали длительную остановку на опорном пункте ВИР близ ст. Араблинской в 8 км к югу от Дербента. Здесь дикая люцерна сравнительно однообразна и должна быть отнесена к *Medicago coerulea* Less. subsp. *caspica* Sinsk. В этом районе мы наблюдали две группы местообитаний с *Medicago coerulea*.

1. Первичные местообитания: приморские дюны и более ровная приморская пустыня.

2. Вторичные местообитания: края арыков, дороги, посевы, чаще по краям полей и редко среди посевов.

Особенно много здесь дикой люцерны в береговой полосе вдоль Каспия, где *Medicago coerulea* входит в состав несомкнутой группировки вместе с *Alhagi camelorum*. *Elymus arenarius*, *Artemisia maritima*, *Artemisia arenaria*, *Capparis spinosa*, *Ecballium elaterium* и др., изредка кусты *Rubus discolor*.

ТАБЛИЦА 1

Название пунктов	Высота над уравнем моря в м	Средняя годовая температура	Среднее годовое количество осадков в мм	Относит. влажность воздуха (годовая)	Средняя месячная температура воздуха за июль	Средняя месячная температура воздуха за январь
Махач-Кала . . .	+ 32	11.7	446	78	24.6	—1.3
Дербент	— 8	12.6	361	81	24.8	+1.1
Буйнакск	+ 475	10.4	455	75	23.0	—2.5
Ахты	+1210	9.0	340	—	19.4	—2.9
Гуниб	+1583	8.1	507	—	17.4	—2.4
Хунзах	+1600	—	555	68	—	—
Кумух	+1600	—	561	—	—	—

Скот и овцы явно предпочитают *Medicago coerulea* всем ее спутникам, и всюду ее приходится наблюдать в обгрызанном виде. Только там, где она случайно сохранилась в зарослях колючей ежевики, можно видеть, что нормально в этих условиях стебли *Medicago coerulea* достигают значительной длины до 1 м. Интересною особенностью *Medicago coerulea*, растущей на приморских дюнах, является наличие большого количества белых подземных стеблей. Эта способность позволяет ей легко укореняться в рыхлом песчаном грунте. Стебли у этой формы полуприподнятые или почти простратные, грубые, слабо облиственные. Листочки очень мелкие, серовато-опушенные, цветки мелкие, фиолетовые или сиреневые.

Особенно характерны для растений дикой люцерны этой зоны плоды, которые типичны для настоящей *Medicago coerulea*. Здесь наблюдаются исключительно очень мелкие бобы от $2^1/_2$ до 4 мм в диаметре, очень плотно, не винтообразно закрученные в $2^1/_2$—3 оборота (реже в 2 или в 4). Просвета посередине плотно скрученного боба нет совсем, и после созревания бобы обычно не раскручиваются в винт.

Сходные формы мы наблюдали и близ Махач-Кала. Эта приморская *Medicago coerulea* походила на дюнные формы того же подвида на Апшероне (Мардакяны). Особенно это сходство заметно по признакам бобов; по другим признакам апшеронская *Medicago coerulea* более полиморфна. Таким образом *Medicago coerulea* занимает всю приморскую зону вдоль Каспия и из нее переходит и в зону предгорий.

2. Популяции диких люцерн в зонах сухих предгорий и подгорных покатостей

Полоса сухих предгорий характеризуется увалистым рельефом, причем эти увалы местами переходят в более крупные хребты по речным долинам и ближе к горной зоне. Несмотря на значительное количество осадков, здесь господствует сухостепной режим, который местами переходит в лесостепной, но в районах лесостепных предгорий у нас не было наблюдений.

Во всей зоне сухих предгорий распространена *Medicago coerulea*. Она же широко распространена и в зоне подгорных покатых равнин на севере Дагестана. Здесь господствуют также сухостепные условия.

Medicago coerulea мы наблюдали на сухих склонах в окрестностях Буйнакска вместе с полынью и житняком — кубанкой (*Agropyrum desertorum*). Формы люцерны в зоне предгорий в общих чертах сходны с приморскими, только способность давать отпрыски, насколько мы могли наблюдать, у них слабее проявляется. Зона сухих предгорий покрыта растительностью сухих степей и полупустынь. Осадков здесь немного больше, чем в приморской полосе, но климат все же должен быть назван сухим и более континентальным (относительная влажность воздуха немного меньше, средняя суточная температура ниже, зима холоднее, лето умереннее, хотя все же жаркое). Испарение с поверхности почвы большое.

Зима и в приморской зоне и в зоне предгорий не суровая, почему дагестанская *Medicago coerulea* не может быть сильно холодостойкой. Действительно опыты ее

культуры в Омске (зональный питомник ВИРа Сибнизхоз) показали, что зимостойкость дагестанской *Medicago coerulea* ниже, чем большинства форм *Medicaga falcata* L.

Двигаясь по дороге из Буйнакска (445 м) в Гуниб, мы прорезали зону предгорий, причем увалы и хребтики, слагающие предгорную зону, становились все более высокими. Из видов *Medicago* мы встречали в первой части пути только *Medicago coerulea*, ту же форму, которая растет по каменистым пастбищам в окрестностях Буйнакска. Мы сделали остановку на одном из перевалов предгорной зоны близ селения Леваши. Несмотря на значительную высоту над уровнем моря (1300 м), эта местность должна быть, однако, отнесена по своему ландшафту скорее к зоне предгорий, чем к среднегорной зоне. Растительность здесь, однако, скорее степная, чем сухостепная. По краям дороги росла опять типичная *Medicago coerulea*. Но местами, в нижних частях каменистых склонов, там, где не было сплошного задернения, росли группы растений *Medicago glutinosa* MB. Последняя представлена была несколькими формами. Из них мы отметим следующие.

1. Интересная форма с крупным цветком бледножелтого, почти кремового цвета с более желтоватой лодочкой и флагом, у нераспустившихся цветков слегка синеватым. Очень широкий флаг делает цветок этой формы похожим на цветок стальника. Константность этой формы проверена нами на питомнике под Майкопом и названа f. *grandiflora* Sinsk.

2. Формы с более мелкими цветами и с более яркой желтоватой окраской лепестков, с более узким флагом.

У обеих форм плоды были вполне типичные для *Medicago glutinosa*, плоские, в два оборота, железистые.

Здесь же, в местах с более густым задернением, мы впервые на своем пути встретили оригинальную форму люцерны, которую легче всего было бы отнести к виду *Medicago falcato*. Эти растения имели очень тонкие, слабые и нежные, почти лежачие стебли, что придавало им общее сходство с *Medicago hemicycla* Grossh. Светлозеленая окраска листьев напоминала, однако, *Medicago falcata*. Редкая цветочная кисть по форме приближалась к *Medicago glutinosa*, но окраска цветков была более яркожелтая, «фалькатная». Тонкие, почти прямые плоды походили более на *Medicago falcata*, чем на *Medicago hemicycla*. Самым интересным и новым для нас фактом оказалось существование настоящей *Medicago glutinosa* так низко: на границе зоны предгорий.

3. Популяции дикой люцерны в среднегорной зоне достаточного увлажнения (Гунибский район)

Некоторыми авторами эта зона называется горностепной зоной внутренних долин. Для наших целей необходимо подразделить эту зону на более влажную и более сухую. К первой относятся долины рек Койсу, особенно Кара-Койсу с примыкающими склонами. Количество годовых осадков здесь значительно: от 500 до 600 мм. В Гунибе большая часть осадков выпадает в летние месяцы. Лето более умеренное, чем в зонах предгорий и приморской. Но вследствие свойств каменистого грунта и достаточно сильного летнего нагрева все же общий характер растительности разнотравно-степной с примесью элементов фриганы и ксерофильной сильной растительности.

В окрестностях селения Гуниб (нижний Гуниб) наблюдается чрезвычайное разнообразие форм дикой люцерны; состав популяций обычно очень пестрый. Однако, несмотря на большой полиморфизм внутри отдельных популяций, зависимость состава популяций от характера местообитаний явно выступает, что мы попытаемся показать на следующих конкретных примерах.

1. Популяции на влажных скалистых склонах. Высота над уровнем моря 1200—1300 м

В Гунибском и прилегающих к нему, сходных по климатическим условиям, районах дикая люцерна часто в значительном количестве растет на нижних частях скалистых склонов. Особенный характер носят эти дикие популяции на скалах,

окружающих долину реки Кара-Койсу. Здесь во многих местах со скал сбегают шумные ручьи, образующие часто маленькие каскадики и водопадики. Иногда эти ручьи уходят в горную породу на различную глубину и местами сообщают влажность породе и в верхних ее слоях, доступных корням растений. На таких «водоносных» участках скал распространены особые популяции дикой люцерны, которые нельзя отнести ни к какой другой из известных теперь форм, как только к *Medicago hemicycla*. Будучи самой влаголюбивой из кавказских диких люцерн цикла *Medicago sativa* L., *Medicago hemicycla* занимает и в Гунибском районе наиболее влажные и затененные местообитания, выбирая северные склоны и на склонах южных румбов те места, которые затенены с юга горой или непосредственно притесняются навесом скалы. В более сухих местообитаниях *Medicago hemicycla* ютится под тенью кустарников, «прорастая» кусты шиповника или держи-дерева (*Paliurus aculeatus*).

По дороге от селения Гуниб к верхнему дому отдыха во многих местах *Medicago hemicycla* свисает в виде длинной бороды над дорогой, напоминая своим габитусом такие же свисающие формы в Армении, например, растущие на скалах при въезде в городок Степанаван (1480 м). Она имеет здесь длинные, слабые, довольно многочисленные, не очень хорошо облиственные стебли. Листочки мелкие, клиновидно-овальные. Преобладающая окраска цветков беловатая и светлосиреневая, т. е. тех же светлых оттенков, которые преобладают и в Закавказье, например, на Дорийской равнине и в Цалке.

Изредка встречается и темнофиолетовая окраска цветка. Плоды типичны для *Medicaga hemicycla*, закручены в $^1/_2$ оборота и более, редко в $^1/_3$ оборота. Совсем прямых плодов нет. Встречаются формы в 1 оборот и в $1^1/_2$ оборота, редко в 2 оборота. Чем сильнее закручены бобы, тем обычно меньший диаметр они имеют, представляя, таким образом, как бы постепенный переход к *Medicago coerulea*. Формы, очень сходные с последней, встречаются здесь редко, и то всегда все же обнаруживают ряд более или менее уловимых отличий от типичной *Medicago coerulea* приморской зоны. Больше всего выдает близость к *Medicago hemicycla* просвет посередине боба, более или менее ясно заметный.

Даже и полуциклические, типичные для *Medicago hemicycla* бобы все относятся к разряду мелких для нее: диаметр полукруглых бобов вариирует от 9 до 4 мм, а округлых доходит до $3^1/_2$ мм и даже до 3 мм. В среднем плоды дагестанских популяций *Medicago hemicycla* гораздо мельче и уже, чем на закавказских плоскогорьях с влажным климатом: в Цалке и особенно на Лорийской равнине. Из армянских, обследованных нами в 1934 г. районов, гунибские *Medicago hemicycla* несколько напоминают по величине плодов растения Ленинаканской равнины, но последние в общем еще мельче и уже и отличаются присутствием форм, переходных к настоящей *Medicago sativa*, и общим ксерофильным обликом грубых и более прямостоячих стеблей.

На бобах *Medicago hemicycla* из Ленинакана и Караклиса обычно ясно выражено сероватое прижатое опушение, а *Medicago hemicycla* из Дагестана чаще имеет почти голые или слабо опушенные бобы. Больше всего по размеру и характеру плодов, по их относительной длине и ширине дагестанские *Medicago hemicycla* напоминают дикие формы люцерны, относящиеся к *Medicago hemicycla* из Белоключинско-Манглисского районов Грузии; по сравнению с лорийским и цалкинским формами гунибская *Medicago hemicycla* имеет более ксероморфный облик.

Популяции такой же *Medicago hemicycla*, которая растет на влажных каменистых местообитаниях на гунибской скале, мы встречали в более низкой части долины реки Кара-Койсу, на высоте 800—900 м (местообитание 3). Здесь опять-таки растения *Medicago hemicycla* располагались на водоносных частях скал. Они имели очень длинные свисающие стебли, цветки беловатые, светло-сиреневые, редко фиолетовые, но не желтые. Плоды имеют от $^1/_2$ до $1^1/_2$ оборота со значительным просветом.

По сравнению с экземплярами с местообитания 1 (около Гуниба) плоды шире. И здесь и там несомненная и типичная *Medicago hemicycla*, но в первом имеем уклон к *Medicago coerulea*, а здесь — едва заметный уклон к *Medicago glutinosa*. Но последнее может и не броситься в глаза, если не познакомиться с ниже описанными популяциями, где это сходство уже становится явным.

На местообитаниях, где распространены типичные для *Medicago hemicycla* формы, *Medicago glutinosa* встречается очень редко и не является по существу членом этих популяций, а только иногда случайно растет около на более сухом каменистом субстрате.

2. Популяция на менее влажных скалистых склонах с формами, слегка переходными к *Medicago glutinosa*

Очень интересную популяцию мы встретили по дороге из Гуниба в колхоз Чох на высоте 1200—1300 м по северо-западному склону скалы над дорогой (местообитание 5). «Водоносности» не было заметно, но северное положение склона, вероятно, предохраняет от слишком сильного нагрева и испарения. Протяжение этой популяции вдоль дороги равнялось почти километру. Растения имели общий габитус *Medicago hemicycla*, отличались длинными, плохо облиственными стеблями. Длинные кусты, часто с большим количеством стеблей, свисали со скал вниз над дорогой «бородой». Замечательно то, что, несмотря на общее сходство этих растений с *Medicago hemicycla*, они имели желтые цветки разных оттенков: от кремового до бледножелтого и до настоящего «фалькатного». Характер цветочной кисти вполне соответствовал *Medicago hemicycla*, а не *Medicago glutinosa*. Плоды имели от $^1/_2$ до 2 оборотов, встречались и голые и железистые бобы. Все плоды мелкие по сравнению с настоящей *Medicago glutinosa*; от 5 до 8 мм в диаметре, все закрученные плоды имеют характерный для *Medicago hemicycla* просвет. Несмотря на преобладание черт *Medicago hemicycla*, переход к *Medicago glutinosa* явный. Особенно интересны растения, до крайности похожие по общему габитусу на *Medicago hemicycla*, но с желтыми цветками и имеющие слабо закрученные железистые плоды и часто, кроме того, железистое опушение на всех частях растения.

3. Популяции, явно переходные к *Medicago glutinosa* на сухих пастбищах. Высота над уровнем моря 1000—1020 м

Вблизи главной дороги, ведущей из Гуниба в колхоз Чох, на сухом местообитании с довольно ровной площадью мы встретили небольшие, значительно выбитые пастбища. Здесь расположилась особая пастбищная популяция дикой люцерны. Растения, в противоположность скальным формам, низкорослые и малостебельные. Эта популяция состоит из форм, промежуточных между *Medicago glutinosa* и *Medicago hemicycla*, но явно ближе к первой. Характер куста, густая облиственность внизу растения, форма листочков и сизоватая окраска их, форма кисти (короткая «веничная»), светложелтая «глутинозная» окраска лепестков — все это напоминает *Medicago glutinosa*.

Но бобы имеют явно промежуточный характер. Они большей частью закручены в 1—$1^1/_2$ оборота и имеют слишком большой, не свойственный настоящей *Medicago glutinosa*, просвет. Опушение наблюдается железистое, или простое, или вовсе отсутствует. Эти голые или почти голые плоды несколько напоминают плоды желтой люцерны Карачаевской области, но они гораздо мельче, всего 7—9 мм в диаметре. Настоящая *Medicago glutinosa* обычно имеет более крупные бобы. Типичных растений для *Medicago hemicycla* и *Medicago glutinosa* не было в самой популяции. Однако там были встречены одно-два растения с темнофиолетовой окраской цветка, как у *Medicago hemicycla*. Отдельные растения *Medicago glutinosa* можно было встретить неподалеку на склонах, окружающих долину, где была расположена данная популяция.

По дороге из селения Гуниб в Верхний Гуниб мы встретили подобную вышеописанной площадку с выбитой скотом низкой растительностью, на значительно большей высоте — 1450 м (местообитание 2). Здесь популяция состояла из низкорослых растений с общим габитусом *Medicago glutinosa* и бледножелтыми цветками. Однако бобы и здесь обнаружили промежуточный характер с некоторым уклоном к *Medicago hemicycla*. Большинство плодов имело простое опушение из чаще отстоящих волосков, изредка встречались почти голые бобы, часто встречались и железистые плоды. Последние и по форме у многих растений соответствовали типу *Medicago*

glutinosa. Но вместе с тем можно было по бобам подобрать весь ряд, до полуциклической *Medicago hemicycla*. В общем же эта популяция, по сравнению с вышеописанной, отличается уже очень сильным преобладанием форм, близких к *Medicago glutinosa*.

4. Популяции типичной (*Medicago glutinosa*) на пастбищах и лугах в зоне, переходной к субальпийской

По дороге в Верхний Гуниб выше 1500 м в состав популяций входит только настоящая *Medicago glutinosa*. На лугах и пастбищах Верхнего Гуниба (1600—1700 м) *Medicago glutinosa* встречается часто. Она представлена здесь (местообитание 8) более крупными, чем ниже, растениями, имеет типичные для нее плоские и широкие железистые бобы, завернутые в 2 или $2^1/_2$ оборота, реже в 3 или 1. Отдельные формы вариируют по величине цветка, его форме (ширина флага) и интенсивности окраски лепестков. Выше 1750 м *Medicago glutinosa*, повидимому, в этом районе не заходит.

5. Популяции *Medicago falcata* на сухих каменистых склонах

Medicago falcata встречается в данном районе редко, небольшими группами на сухих склонах. Растения с серповидными тонкими плодами и нежными, узкими, светлозелеными листочками, со слабыми тонкими стеблями мы нашли в одном месте в очень небольшом количестве вдоль дороги в селение Гуниб. Эти *Medicago falcata* были похожи на нежные «фалькатовидные» растения, найденные нами близ местечка Леваши. В состав вышеописанных (1—4) популяций *Medicago falcata* не входит.

4. Среднегорная зона недостаточного увлажнения (Ахтинский район)

Нижняя часть горностепной зоны в общем отличается более сухим климатом, чем верхняя. Климатический режим средней части долины Самура уже характеризуется особой сухостью. Количество осадков в Ахтах (1000 м) равняется в среднем 340 мм в год. Лето жаркое, испарение с поверхности почвы очень сильное. Периодическая засуха вызывает необходимость орошения. Растительность на днище долины и на северных склонах сухостепная; каменистые склоны, особенно южных румбов, часто совсем лишены растительности.

Двигаясь из ст. Араблинской в Ахты, мы всюду, в приморской равнине и в предгорной полосе, встречали *Medicago coerulea*. Близ аула Местинджа на высоте 900 м мы впервые заметили особую форму дикой синей люцерны, которой впоследствии дали название *Medicago hemicoerulea* Sinsk. Окрестности аула Местинджа имеют уже горный характер — очень недалеко виднеется одна из крупных горных вершин Дагестана — Шалбуздаг.

В окрестностях селения Ахты (1000—1100 м) дикая синяя люцерна распространена на следующих типах местообитаний.

1. Первичные местообитания. Местами дикая люцерна встречается обильно по скалам, обрывам у нижних частей склонов, где растения часто очень хорошо развиты и иногда свисают длинной бородой со скал над дорогами, напоминая по своему габитусу *Medicago hemicycla*.

2. Вторичные местообитания:

а) в посевах пшеницы,

б) на поливных сенокосах.

Люцерна, развивающаяся как сорняк в пшенице, интересна в том отношении, что хорошо переносит покров культурного злака; может быть, эти формы получат значение при селекции сортов люцерны для покровных посевов.

Ахтинские поливные сенокосы очень своеобразны. Дикая синяя люцерна составляет там в среднем около 50% травостоя и местами более. Она растет здесь вместе с красным клевером и эспарцетом, хорошо отрастает после укосов; местное население очень ценит ее как кормовое растение и считает ее важнейшим элементом в травостое своих поливных сенокосов. Хотя эта люцерна здесь является остатком

первоначальной степной растительности долины и никогда не сеялась, все же, благодаря уходу за сенокосами, она находится здесь как бы в полукультурном состоянии.

Настоящая культурная синяя люцерна здесь еще почти не сеется; во всем ахтинском районе, по сведениям, полученным из Районного Земельного отдела (Райзо), под посевами люцерны имеется только около 6 га.

Дикая синяя люцерна Ахтинского района отличается от приморской *Medicago coerulea* довольно хорошей, а иногда и очень густой облиственностью. Окраска клиновидных листочков — темнозеленая, часто слегка голубоватая. Стебли часто очень длинные и ветвистые, обычно лежачие или приподнимающиеся, в густом травостое поливных сенокосов — почти прямостоячие. Опушение всего растения — слабое. Бобы закручены в 2—1$^1/_2$ оборота; изредка встречаются растения с серповидными плодами и также с бобами, закрученными в 3—4 оборота. Бобы слабо опушенные или голые, после созревания большинство плодов — голые. Бобы закручены неплотно, а большинство имеет заметный просвет, чем сильно отличаются от плодов типичной *Medicago coerulea*. Формы с закрученными плодами в 3—4 (и даже в 5—6) оборотов похожи на *Medicago coerulea*, но имеют часто обороты спирали, не плотно прилегающие друг к другу, образуя подобие винта. Эта винтообразность бывает заметна и на незрелых плодах и особенно часто на зрелых. По размеру бобов ахтинские формы несколько крупнее типичной *Medicago coerulea*, имея 4—6, реже 3.5 мм в диаметре. Бобы этой формы, однако, не достигают размеров плодов *Medicago hemicycla*. Ахтинские формы по ряду признаков очень отличаются от настоящей *Medicago coerulea*, распространенной в приморской полосе, и в зоне предгорий эти формы стоят ближе к *Medicago Trautvetterii* Sumn.

Отличительные признаки типичной *Medicago coerulea* и *Medicago hemicoerulea*

	Medicago coerulea	*Medicago hemicoerulea*
Общий габитус	Ксероморфный, с грубыми стеблями, слабая облиственность	Менее ксероморфный с более тонкими стеблями, хорошая облиственность
Подземные белые стебли	Сильно развиты	Не замечены
Окраска листьев	Серовато-зеленая	Темнозеленая, часто голубоватая
Размеры плодов	2.5 до 4 мм в диаметре	4—6 (реже 4—3.5) мм в диаметре
Число оборотов	2$^1/_2$—4, типичное — 3 (серповидных плодов нет)	$^1/_2$—4, типичное — 1$^1/_2$—2
Плотность закрученности плодов	Бобы очень плотные, без просвета посередине. Обороты спирали плотно прилегают друг к другу	Бобы с ясным просветом посередине, у закрученных бобов обороты спирали неплотно прилегают друг к другу, часто образуя подобие винта

Ахтинская дикая люцерна представляет собой собрание форм, явно переходных от *Medicago coerulea* к *Medicago hemicycla*, но более близких к первой. Мы поэтому назвали эту люцерну *Medicago hemicoerulea*.

По сравнению с горностепной зоной достаточного увлажнения (Гуниб) среднегорная сухая зона (Ахты) отличается большим однообразием популяций дикой люцерны. Вся зона занята *Medicago hemicoerulea* с постепенным переходом к типичной *Medicago coerulea* по направлению к предгорьям. Нигде не встречены ни настоящая *Medicago hemicycla*, ни формы, похожие на *Medicago falcata*. Совсем нет также переходных форм между *Medicago hemicycla* и *Medicago glutinosa*, столь широко распространенных в Гунибском районе, хотя типичная *Medicago glutinosa* была найдена нами недалеко от Ахты на высоте 1100—1150 м около серного курорта. Отдельные растения *Medicago glutinosa* росли здесь изредка на сухих голых каменистых склонах, где кроме нее встречались только кустики *Capparis spinosa*.

Medicago glutinosa занесена сюда, очевидно, из более высокого горного пояса и не принимает участия в формообразовательных процессах именно данной зоны, не оказывая никакого влияния на состав ахтинских популяций *Medicago hemicoerulea*.

Однако самый факт произрастания типичной *Medicago glutinosa* так низко и в столь засушливых условиях очень интересен, так как обычно это растение считается приуроченным к субальпийской и даже отчасти к нижне-альпийской зонам. Вероятно, если бы мы поднялись в горы выше Ахты, мы встретились бы с более обильным распространением *Medicago glutinosa* и, возможно, попали бы в зону настоящей *Medicago hemicycla*, соответственно изменению климатического режима в сторону большей влажности. К сожалению, этот маршрут не был нами продолжен.

Выводы по Дагестану

Наиболее интересными выводами из наших дагестанских наблюдений являются следующие.

1. *Medicago hemicycla*, которая считалась эндемичной для Закавказья, распространена в среднегорной зоне Дагестана в условиях достаточного увлажнения. Популяции Дагестана имеют наибольшее сходство с *Medicago hemicycla* Белоключинско-Манглисского района Грузии. Вероятно оттуда *Medicago hemicycla* распространилась в Дагестане.

2. В среднегорной зоне южного Дагестана с недостаточным увлажнением распространена особая форма, названная нами *Medicago hemicoerulea*, промежуточная по своим признакам между *Medicago hemicycla* и настоящей *Medicago coerulea*. *Medicago hemicoerulea* Sinsk. близка к *Medicago Trautvetterii* Sumn. Мы предполагаем, что *Medicago coerulea* произошла от *Medicago coerulea*, а последняя от *Medicago hemicycla*. *Medicago hemicoerulea* попала с Кавказа в Казахстан и дала там начало *Medicago Trautvetterii*.

Сейчас все эти «виды» располагаются в Дагестане в порядке климатической вертикальной зональности: нижнюю зону занимает *Medicago coerulea*, в среднегорной зоне с недостаточным увлажнением распространена *Medicago hemicoerulea*, а среднюю зону с избыточным увлажнением занимает *Medicago hemicycla*.

3. Верхний пояс распространения дикой люцерны в Дагестане занимает *Medicago glutinosa*, которая, однако, спускается даже в зону предгорий (Леваши). *Medicago glutinosa* вверх поднимается только до нижней части субальпийской зоны (1750 м).

4. Существуют довольно ксерофильные формы *Medicago glutinosa* (Ахты).

5. В среднегорной зоне Гунибского района наблюдалось массовое распространение форм, промежуточных между *Medicago hemicycla* и *Medicago glutinosa*. Хотя в отдельных популяциях часто не встречаются исходные виды, но так как их можно найти не так далеко, то это процесс встречный, т. е. промежуточные формы возникли в результате скрещивания с *Medicago hemicycla* и *Medicago glutinosa*.

6. Состав популяций здесь находится в соответствии с условиями местообитаний: на водоносных скалах — настоящая *Medicago hemicycla*; на скалах несколько более сухих — формы промежуточные, но более близкие к *Medicago hemicycla*; на сухих пастбищах в нижней части среднегорной зоны — очень пестрые популяции промежуточных форм, с желтыми лепестками, но с весьма разнообразной формой боба. На пастбищах в верхней части среднегорной зоны формы, составляющие популяции, уже ближе к *Medicago glutinosa*: еще ближе они в субальпийской зоне; в нижней части последней встречается только типичная *Medicago glutinosa*.

6. На составе популяций отражается действие естественного отбора, и популяции — это истинная арена, где разыгрываются формообразовательные процессы.

II. ДИКИЕ ЛЮЦЕРНЫ КАРАЧАЕВСКОЙ ОБЛАСТИ

1. Окрестности Микоян-Шахара (750—850 мм)

1. Скальный экотип

Дикая люцерна была встречена нами на скалах по дороге от Микоян-Шахара к Баталпашинску. Здесь были обнаружены очень своеобразные формы. Растения имели довольно длинные развалистые или приподнимающиеся стебли, часто хорошо облиственные. Листочки овально-удлиненные, зеленые, до светлозеленых, реже слегка голубоватые, слабо опушенные, слабо склонны складываться по среднему

нерву. Кисти и цветки очень крупные, светложелтые, до более ярко-желтых, обычной фалькатной окраски. Плоды голые, преобладают полуциклические, реже закрученные в один, еще реже в $1^1/_2$ и 2 оборота, иногда встречаются слабо изогнутые бобы. Бобы широкие, закрученные в 2 оборота, напоминают *Medicago glutinosa*. Особенно оригинальны крупные и очень широкие полуциклические бобы, которые на *Medicago glutinosa* не похожи, но не похожи и на обычные плоды *Medicago falcata*. Больше всего напоминают эти формы *Medicago hemicycla* из Лори (Армения). К этой популяции примешиваются растения с прямыми бобами — формы, переходные к следующему экотипу (рис. 1).

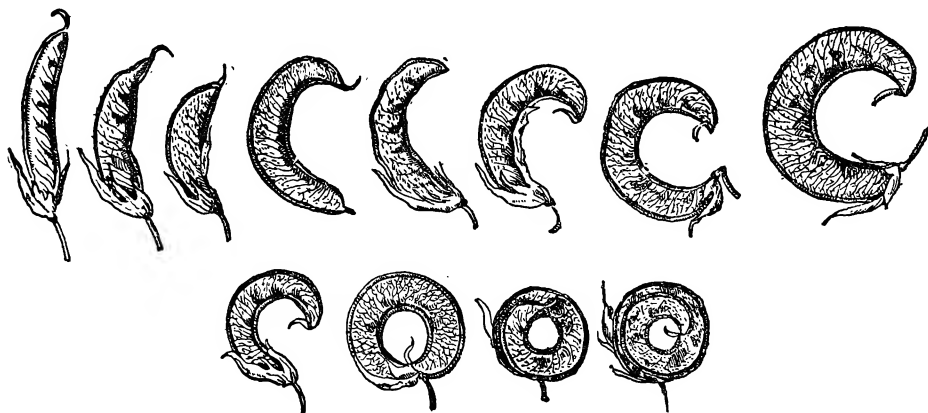


Рис. 1. Скальная популяция дикой желтой люцерны в окрестностях Микоян-Шахара Карачаевской обл. (850 м).

2. Луговой экотип

Растения отличаются от предыдущего экотипа более узкими, сильнее опушенными листочками, худшей облиственностью. Кисти короткие, мелкие; цветки мелкие, фалькатной окраски. Плоды прямые, варьируют по длине. Растения этого экотипа относятся явно к *Medicago falcata*.

3. Пастбищный экотип

Дикая желтая люцерна на участках, подвергающихся интенсивному выпасу, представляет собой крайнее выражение характерных особенностей предыдущего экотипа. Растения низкорослые, плохо облиственные. Кисти очень мелкие с небольшим числом мелких цветков; бобы также мелкие, прямые. Плодоношение довольно обильное, в природе раньше цветет и поспевает, чем луговой экотип. Определение этой формы, как *Medicago falcata*, не вызывает сомнений. Связан рядом переходных форм с луговым экотипом. Последний сформировался в условиях ежегодного скашивания, и на нем также сказывается часто влияние пастьбы, только в более слабой степени (рис. 2).



Рис. 2. Пастбищная популяция дикой желтой люцерны в окрестностях Микоян-Шахара (800 м).

2. Дикая люцерна Уч-Куланского района

Районный центр — аул Уч-Кулан — расположен в месте слияния рек Уч-Кулана и Уллукама в реку Кубань, в этом пункте соединяются три речные долины, которые были нами обследованы. По высоте над уровнем моря (1400—1500 м) эта местность относится к лесной зоне Карачая, но сухие крупные каменистые склоны кругом селения Уч-Кулан не благоприятны для произрастания деревьев; встречаются только отдельные кустарники. Несмотря на годовое количество осадков более 400 мм, сильное испарение и нагрев придают климату степной характер (рис. 3).

Дикая желтая люцерна распространена очень обильно. Основные местообитания ее: скалы, поливные сенокосы, каменистые пастбища. На скалах и сенокосах произрастает одна и та же форма; поэтому намечаются два экотипа.

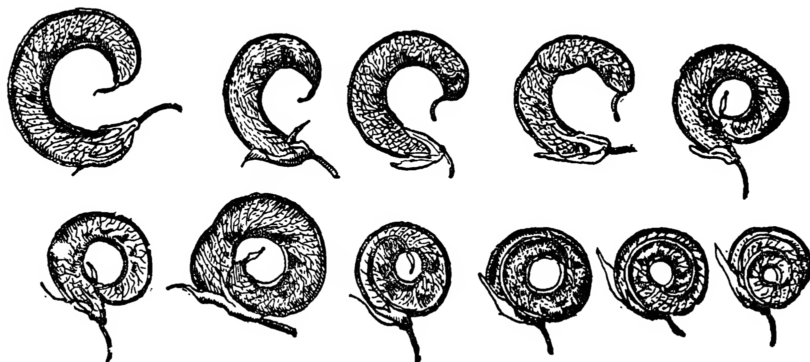


Рис. 3. Популяция дикой желтой люцерны в Уч-Кулане Карачаевской обл. (1500 м). Луг.

1. Экотип скал и поливных сенокосов

Растения часто образуют мощные кусты с большим количеством полураспростертых или приподнимающихся стеблей. В густом травостое на поливных лугах развалистая форма куста иногда становится почти прямостоячей. Стебли большей частью тонкие, не грубые, в густом травостое нежные, хорошо облиственные. Листочки обратно-яйцевидные или эллиптические с сизым голубоватым оттенком, как у *Medicago glutinosa*. Цветение обильное. Кисти очень крупные, обычно рыхлые, «хохолковые», как у *Medicago glutinosa*, но варьируют по форме. Цветки крупные, обычно светложелтые, иногда зеленоватые, по окраске чаще более похожи на *Medicago glutinosa*, чем на *Medicago falcata*. Зубцы чашечки обычно длинные. Плоды этих форм чрезвычайно оригинальные, они по существу такие же, как в скальной популяции Микоян-Шахара, но крупнее, разнообразнее по форме, и среди них гораздо больше закрученных широких бобов, похожих на *Medicago glutinosa*. На плоды *Medicago falcata* бобы уч-куланских форм не похожи. Незакрученные полуциклические формы напоминают *Medicago hemicycla* из Лори, но сходство это далеко не полное. В общем уч-куланские формы имеют более широкие и более крупные бобы и сильнее изогнутые. Однако в одной и той же популяции встречаются и очень широкие бобы и, хотя редко, очень узкие. Преобладают формы, близкие к полному обороту и закрученные в 1—$1^1/_2$—2, реже в 3 оборота. Последние по форме очень похожи на бобы *Medicago glutinosa*, но они чаще имеют слишком большой просвет посредине боба. К тому же бобы большею частью голые или слабо опушенные; железистого опушения мы нигде не обнаружили.

2. Пастбищный экотип

На каменистых сильно выбитых пастбищах растет та же форма люцерны, но с простратными кустами. Гамма изменчивости по форме бобов та же, что на скалах и сенокосах.

3. Субальпийская форма

Двигаясь вверх по долинам рек Уч-Кулана, Уллукама и Узенкола, мы все время встречали ту же странную промежуточную форму дикой желтой люцерны. Нигде мы там не видели ни *Medicago glutinosa*, ни настоящей *Medicago falcata* или *Medicago hemicycla*. По направлению к селению Уллукам мы наблюдали ту же форму дикой люцерны на субальпийском лугу на высоте 1920 м, где на каменистой почве растения уже не образуют сплошного покрова. По течению Узенкола мы не

встретили этой люцерны выше 1900 м. В верхней зоне своего распространения, особенно у предела его, местная форма дикой желтой люцерны образует небольшие кустики, часто с большим количеством коротких стеблей (тарелковидная или даже слегка подушкообразная форма роста). Листочки более сероватые, чем в окрестностях Уч-Кулана. Кисти по мере поднятия в горы делаются все мельче, цветение все более и более запаздывает. В то время как в Уч-Кулане (1500 м) мы наблюдали уже массовое образование незрелых плодов (при продолжающемся цветении), на высоте 1300 м цветение еще не наступило, растения находились еще в стадии бутонизации.

Наследственность признаков этой формы нами не проверена, возможно, что это не экотип, а модификационная форма.

В субальпийской зоне дикая желтая люцерна явно отстает от общего ритма флоры и угнетена в своем вегетативном и генеративном развитии.

Для нас не представляет сомнений, что основная зона распространения здесь дикой люцерны — среднегорная. Оттуда она перешла в субальпийскую зону, но не приспособилась к последней и не утвердилась в ней прочно.

Двигаясь от Уч-Кулана вниз по долине р. Кубани, мы могли проследить распространение дикой люцерны при переходе из среднегорной в предгорную зону. В верхней части долины Кубани на скалах дикая желтая люцерна промежуточного «глутинизированного» типа местами поражает пышностью развития, мощностью многостебельных кустов и крупностью кистей и цветков. На выбитых пастбищах, недалеко от рудников, на дне долины нами отмечено продвижение вверх пастбищного экотипа настоящей *Medicago falcata* с мелкими прямыми бобами, точно такой, как мы видели на пастбищах близ Микоян-Шахара. Недалеко от рудников пастбищные ценозы почти исключительно состоят из этой формы; по краям, ближе к скалам, можно встретить также и пастбищные формы «глутинизированного» типа, ясно отличимые от первого светложелтой, палевой, часто зеленоватой окраской лепестков и более редкими кистями.

III. ДИКАЯ ЛЮЦЕРНА ГОРНОЙ КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ

Встретив в горных, примыкающих к Эльбрусу, районах Карачая массив особых форм желтой люцерны, переходных между видами *Medicago glutinosa* и *Medicago falcata*, мы естественно задались вопросом о величине ареала этого массива. С этой целью в 1937 г. мы произвели наблюдения над распространением дикой люцерны в местности, прилегающей к Эльбрусу со стороны Кабардино-Балкарии, а именно: в окрестностях деревни Тегенекли. Здесь дикая люцерна не так сильно распространена, как в Уч-Куланском районе Карачая. Район Тегенекли находится в зоне соснового леса. По своей экологии люцерна — не лесное растение; сосна и люцерна — антагонисты и не встречаются по соседству. Таким образом распространение люцерны ограничено здесь синэкологическим фактором — где наступает сосновый лес, там люцерна исчезает. На поливных сенокосах, встречающихся небольшими участками по всей долине реки Баксана, желтая люцерна, в противоположность Карачаевским поливным лугам, не входит в состав травостоя. На этих сенокосах преобладает эспарцет, и обычно присутствует клевер. Нами были находимы только единичные растения дикой желтой люцерны вблизи каменных оград, окружающих сенокосные участки, все эти формы ничем не отличались от скальных.

Значительные заросли дикой люцерны в этом районе можно встретить на южных необлесенных склонах.

Анализ нескольких конкретных популяций позволяет наметить закономерность в распределении форм здешней дикой люцерны.

1. Популяция дикой желтой люцерны на травянистом южном склоне в ущелье Адыл-су на высоте 2200 м. Дикая люцерна входит в состав субальпийского луга, на котором нет следов стравливания. Здесь популяция состоит из промежуточных между видами *Medicago glutinosa* и *Medicago falcata* форм, напоминающих карачаевские, но не вполне с последними сходных.

Кисть короткая и рыхлая, «хохолковая», «глутинозного» характера, с довольно крупными цветками, флаг широкий, окраска лепестков желтая, фалькатная, после

высыхания — слегка оранжевая. Встречаются и светложелтые формы, но в общем окраска темнее, чем у карачаевских форм, ближе к настоящей фалькатной окраске. Кисти в общем мельче карачаевских. Плоды напоминают промежуточные формы карачаевских популяций. Широкие уплощенные бобы в $1/_2$—2 оборота, встречаются в большом количестве, но глутинозной формы не преобладают, чаще встречаются согнутые в один и в полоборота. Эти серповидные формы отличаются от типичной *Medicago falcata* шириной боба; узкие бобы настоящей фалькатной формы не встречаются в этой популяции. Некоторые бобы имеют бугорчатую поверхность. От плодов уч-куланских популяций они отличаются меньшими в среднем размерами и наличием опушения из довольно длинных спутанных волосков. Такое же опушение отмечено ча чашечках, листочках и стеблях, особенно в верхних их частях. Листочки резко клиновидно суживающиеся к основанию, наверху ясно зубчатые. От карачаевских форм отличаются опушением (карачаевские формы в массе имеют слабо опушенные листочки). Облиственность в среднем хуже, чем в Карачае.

У единичных растений отмечено слабое железистое опушение на плодах, чего мы не встретили в Карачае. Слабожелезистые формы единично были обнаружены и в нижней части склона и наверху скалы (до 2400 м), но общий характер популяции не изменился вплоть до верхней границы ее распространения — популяции настоящей *Medicago glutinosa* не были найдены и наверху.

2. Мы обследовали еще одну популяцию ниже около 2000 м против слияния рек Адыл-су и Шхельды у склона, примыкающего к обрыву реки Адыл-су. Здесь популяция занимала небольшое пространство и была потравлена. Характер и плодов и листочков был тот же, что в описанной выше популяции. Только окраска цветков была в среднем ярче — настоящая фалькатная.

3. Ниже мы взяли для учета популяцию в долине Баксана о к о л о 1500 м н а ю ж н о м к а м е н и с т о м с к л о н е с к а л ь н о г о х а р а к т е р а.

Люцерна здесь была представлена очень мощными кустами, часто с толстым деревянистым основанием; очевидно, что растения были старые. Характер соцветий в массе напоминал вышеописанные популяции. Ряд по форме плодов давал большее разнообразие. Плоды, закрученные более одного оборота, составляли гораздо меньший процент, чем в верхних популяциях по Адыл-су. Большинство плодов было закручено около $^2/_3$ оборота, но вместе с тем встречается много серповидных и даже совсем прямых плодов. Этот ряд, варьируя по форме бобов, как бы представляет прежний ряд, указанный нами для верхних популяций, но расширенный в сторону *Medicago falcata*. Листочки были в среднем крупнее, но их форма, и, главное, характер опушения бобов и листочков не изменились по сравнению с верхними популяциями. Железистой формы в этой популяции не найдено.

4. На той же высоте недалеко от предыдущей скальной популяции мы в долине Баксана встретили п а с т б и щ н у ю п о п у л я ц и ю, занимавшую нижнюю часть каменистого склона близ дороги. Растения были потравлены, кусты были простратной или сильно развалистой формы. Листочки очень мелкие и узкие, сильнее опушенные, но характер опушения на них тот же, как и в других популяциях (нормально листья, вероятно, несколько крупнее, измельчание отчасти объясняется тем, что растения потравленные, а при этом всегда листочки делаются мельче).

Ряд по форме плодов здесь очень короткий, имеются только прямые бобы фалькатного типа; они мельче сходных по форме прямых бобов из соседней скальной популяции, описанной выше. Изредка встречаются очень широкие бобы, которые хотя и имеют прямую форму, не типичны для *Medicago falcata*. Для последнего вида в общем характерны узкие бобы. Тем не менее эта популяция состоит целиком из настоящих фалькатных форм. Характер опушения бобов такой же, как в предыдущих популяциях; здесь мы также наблюдаем характерное для этого района опушение из спутанных волосков. Но у нескольких единичных растений мы заметили слабое железистое опушение, хотя и на прямых типичных фалькатных плодах.

Ниже по долине Баксана мы остановились только мимоходом на высоте около 1300 м, где около дороги росла типичная *Medicago falcata* с прямыми плодами; характер опушения бобов и листочков был такой же, как и выше, что указывает на филогенетическую связь нижних и верхних форм этого района.

IV. ДИКАЯ ЛЮЦЕРНА ГРУЗИИ МЕЖДУ КАЗБЕКОМ И ОРДЖОНИКИДЗЕ

В районе Казбека Северной Грузии *Medicago glutinosa* очень распространена по скалам, пастбищам и лугам. Мы лично были здесь летом 1937 г. и встречали только типичную *Medicago glutinosa*, хорошо облиственную, с очень крупными кистями и цветками, окраска лепестков вариирует; преобладают две формы: 1) лепестки желтые и 2) флаг бледножелтый, лодочка желтая.

Мы видели здесь только типичные для *Medicago glutinosa* уплощенные крупные бобы с железистым опушением; обычно такие же волоски покрывают чашечки. В материале, привезенном нам отсюда в 1934 г. В. К. Тупиковым, мы нашли голые бобы, но очевидно это здесь случайная и очень редкая форма, так как мы подобной нигде не встретили.

Мы наблюдали в районе селения Казбека два экотипа.

1. Скальный экотип. Кусты очень мощные, развалистые, хорошо облиственные, с очень крупными кистями. Эта же форма входит в состав луга; лучшее развитие достигается на водоносных скалах.

2. Пастбищный экотип — простратный куст, стебли с укороченными междоузлиями. Цветки обычно мельче.

Один раз близ Казбека мы нашли растение с высокими и мелкими железистыми плодами, похожими на *Medicago polychroa* Grossh. *Medicago falcata* встречается здесь редко на каменистых пастбищах, но никаких промежуточных форм между ею и *Medicago glutinosa* обнаружено не было.

Зона распространения *Medicago glutinosa* заходит здесь довольно низко вплоть до предгорий.

В окрестностях Орджоникидзе (Колонка) *Medicago glutinosa* распространена очень обильно по межам, пустырям, краям дорог и выгонам — это довольно низкая форма с некрупными кистями и железистыми бобами. В окрестностях Орджоникидзе по каменистым склонам и по выгонам растет и *Medicago falcata*. Местами встречаются в большом количестве переходные разнообразные формы между *Medicago falcata* и *Medicago glutinosa*. Эти промежуточные формы — гибридного происхождения; часто рядом и во всяком случае неподалеку можно встретить типичные формы обоих исходных видов; кроме того, промежуточные формы здесь очень разнообразны и не напоминают выдержанных промежуточных форм окрестностей Эльбруса в Карачае и в Кабардино-Балкарии.

Очень много промежуточных форм наблюдали мы совсем низко в степной уже зоне на высоте 300—400 м в окрестностях Беслана, где на выгонах и по краям дорог растет пастбищная форма *Medicago falcata* с прямыми плодами, а на более увлажненных местах (по берегам речек) — *Medicago glutinosa*. Промежуточные формы довольно разнообразны и встречаются вместе с исходными видами.

В этом районе есть и *Medicago coerulea*. Мы нашли несколько гибридных растений с общим габитусом *Medicago coerulea*, вариегатными синезелеными лепестками и бобами серповидными, похожими на *Medicago hemicycla*.

Неизвестно, были ли это гибриды *Medicago coerulea* с *Medicago falcata* или с *Medicago glutinosa*.

Основные выводы из наших наблюдений в области Главного хребта над популяциями дикой люцерны следующие:

1. В приэльбрусских районах Карачая (Уч-Куланского района) и Кабардино-Балкарии (Тегенеклийский район) распространена особая форма желтой люцерны, по своим признакам промежуточная между *Medicago falcata* и *Medicago glutinosa*, названная нами *Medicago subfalcata* Sinsk.

2. Эта своеобразная желтая люцерна возникла, по нашему мнению, не путем гибридизации между *Medicago falcata* и *Medicago glutinosa*, так как типичной *Medicago glutinosa* в этих районах не обнаружено, а путем постепенного изменения рядов вариантов популяции в сторону *Medicago falcata* по направлению к предгорной и степной зонам.

3. При постепенном переходе популяций, начиная с верхнего предела распространения по направлению к степной зоне, ряды вариантов популяций изменяются

постепенно «по спирали», пока не получатся целиком фалькатные ряды. Сокращение числа форм идет параллельно с их изменением в определенном направлении.

4. В районе Казбека распространена только типичная *Medicago glutinosa*. Постепенного изменения в сторону *Medicago falcata* при спуске вниз в Орджоникидзе и Беслан не обнаружено. В районе Орджоникидзе—Беслан идет встречный формообразовательный процесс: гибридизация спустившейся сверху *Medicago glutinosa* и степной *Medicago falcata*. Характер популяций с разнообразными формами, уклоняющимися в сторону то одного, то другого родителя и часто с присутствием одной или обеих исходных форм, при сравнении с характером популяций в приэльбрусских районах (где основные виды не встречаются вместе, и наблюдается постепенная изменчивость популяций в определенном направлении), дает представление об отличии «встречного» гибридизационного процесса от постепенных наследственных изменений в изменяющихся условиях существования.

5. Согласно изложенным фактам получается, что *Medicago falcata* филогенетически связана с *Medicago glutinosa*. Наши прежние исследования в Закавказье вскрыли связь *Medicago falcata* с *Medicago hemicycla*, *Medicago hemicycla* и *Medicago glutinosa* формы древние и очень близкие.

Может быть, разные ветви *Medicago falcata* произошли и от *Medicago hemicycla* и от *Medicago glutinosa*, а возможно, что процесс образования *Medicago falcata* из *Medicago hemicycla* не дошел до конца, а так и остановился пока in statu nascendi. Дальнейшие исследования должны осветить этот вопрос.

6. Очаги наиболее интенсивного формообразования («центров происхождения») характеризуются не столько богатым разнообразием форм (что является второстепенной их особенностью), сколько сравнительно более интенсивной напряженностью и разнообразием динамических процессов формообразования: 1) непрерывно последовательных в условиях изменяющейся в определенном направлении среды, 2) прерывающихся действием всякого рода изоляций и 3) «встречных» гибридизационных.

Все эти процессы происходят и на протяжении всего ареала, но с разной степенью интенсивности.

Литература

Коростедов Н. Климат Дагестана. Москва, 1931. — Синская Е. Видообразование люцерны и других растений. Изд. ВИР, 1935. — Синская Е. Новые пути в селекции. Изд. ВАСХНИЛ, 1936. — Синская Е. Синяя люцерна (*Medicago sativa* sensu lato), ее классификация и схема филогенеза (рукопись), 1937. — Сумневич Г. О некоторых азиатских видах рода *Medicago*. Систем. Зап. Герб. Томск. универс. — Троицкий Н. К вопросу о роли гибридизации в процессе видообразования. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 19 (2), 1928.

E. N. SINSKAYA

Species-formation in alfalfa in the region of the main Caucasian range and Daghestan

Department of Forage Plants, Institute of Plant Industry, Leningrad

Summary

1. *Medicago hemicycla*, which was considered endemic to Transcaucasia, is found in Daghestan in the mid-altitude zone under conditions of adequate humidity.

2. In the mid-altitude zone of southern Daghestan, characterized by insufficient humidity, there is found a special form, which we have named *Medicago hemicoerulea*, intermediate between *Medicago hemicycla* and real *Medicago coerulea*. *Medicago hemicoerulea* Sinsk. is close to *Medicago Trautvetterii* Sumn. We presume that *Medicago coerulea* originated from *Medicago hemicoerulea* and the latter from *Medicago hemicycla*. *Medicago hemicoerulea* spread from the Caucasus to Kazakhstan, and there gave rise to *Medicago Trautvetterii*.

At present all these «species» are found in Daghestan in corresponding climatic and altitudinal zones. The lowest zone is occupied by *Medicago coerulea*, the mid-altitude zone with inadequate humidity by *Medicago hemicoerulea*, and the mid-altitude zone with ample humidity by *Medicago hemicycla*.

3. The uppermost zone of distribution of wild alfalfa in Daghestan is taken by *Medicago glutinosa*, which, however, is also found even in the foothill zone (Levashi). *Medicago glutinosa* here reaches only to the lower part of the subalpine zone (1750 m).

4. There occur comparatively xerophytic forms of *Medicago glutinosa* (Akhty).

5. In the mid-altitude zone of Gunib District there is found a concentration of forms intermediate between *Medicago hemicycla* and *Medicago glutinosa*. Although in some populations the initial species are not often found, they may be found not very far away, so that the process of form-genesis here is one of natural hybridization, i. e. the intermediate forms arose as a result of the crossing of *Medicago hemicycla* and *Medicago glutinosa*.

6. The composition of the populations corresponds to the conditions of the habitat: on water-bearing slopes — real *Medicago hemicycla*; on slopes somewhat more arid — intermediate forms, but closer to *Medicago hemicycla*; in arid pastures in the lower part of the mid-altitude zone — very motley populations of intermediate forms with yellow flower-petals and very diverse-shaped pods; in pastures in the upper part of the mid-altitude zone — forms already closer to *Medicago glutinosa*; still nearer to the subalpine zone — only typical *Medicago glutinosa*.

7. The composition of the populations reflects the effect of natural selection. Populations constitute a veritable arena, where the processes of form-genesis play their rôles.

8. In the vicinity of Mt. Elbrus, in the regions of Karachai (Uch-Kulan District) and Kabardino-Balkaria (Tegenekli District), there is found a special form of yellow-flowered alfalfa, intermediate between *Medicago falcata* and *Medicago glutinosa*, which we have named *Medicago subfalcata* Sinsk.

9. This yellow-flowered alfalfa arose, in our opinion, not by hybridization between *Medicago falcata* and *Medicago glutinosa*, since typical *Medicago glutinosa* is not found in these districts and the population variants gradually resemble *falcata* more as we descend toward the foothill and steppe zones.

10. In the gradual transition of populations, beginning with the upper limit of distribution and proceeding toward the steppe zone, the population variants change gradually according the law of «spiral evolution», complete *falcata* series being obtained. The number of forms decreases with their modification in the given direction.

11. In the vicinity of Mt. Kazbek there is found only typical *Medicago glutinosa*. There is no gradual modification towards *Medicago falcata* as one descends toward Ordzhonikidze and Beslan. In the vicinity of the these towns there is taking place a process of form-genesis by hybridization between *Medicago glutinosa* coming from higher altitudes and *Medicago falcata* of the steppes. A comparison of the character of populations in this region with their diverse forms, resembling more sometimes one, sometimes the other parent, and often embracing one or both initial forms, with that of populations in the vicinity of Mt. Elbrus (where the initial species are not found together, and there is observed a gradual modification of populations in a definite direction), gives an idea of the difference between the process of «natural hybridization» and that of gradual hereditary modifications due to changing conditions of environment.

12. From the facts here given it may be inferred that *Medicago falcata* is phenogenetically linked with *Medicago glutinosa*. Our previous investigations in Transcaucasia revealed the connection between *Medicago falcata* and *Medicago hemicycla*. *Medicago hemicycla* and *Medicago glutinosa* are very ancient and closely related forms.

It may be that two different branches of *Medicago falcata* arose, one from *Medicago hemicycla* and one from *Medicago glutinosa*, and that the process of evolving *Medicago falcata* from *Medicago hemicycla* has not yet been completed and is at present in statu nascendi. Further investigations are needed to elucidate this problem.

13. Regions where the process of form-genesis is most intensive («centers of origin») are distinguished not so much by a rich diversity of forms (a secondary characteristic) as by a comparatively greater intensity and diversity of the dynamic processes of form-genesis: 1) continuous and consecutive, under conditions of an environment changing in a definite direction; 2) discontinuous, as the result of the effect of various kinds of isolation; and 3) hybridization. All these processes take place throughout the entire area of distribution but in varying degrees of intensity.

Г. П. КВАРАЦХЕЛИЯ

К морфологии, биологии и экологии важнейших горнолуговых сорняков Кавказа

Из работ, произведенных на Юго-Осетинском Горно-луговом Стационаре, под руководством Н. А. Буш.

С 7 рисунками

(Получено 3 IV 1938)

Всякая естественная растительная группировка слагается из совокупности отдельных растений, не являющихся случайными. Они подобрались таким образом, что, составляя растительный покров данной территории, могут наиболее полно использовать ее производительные силы. Такой растительный покров, не измененный какими-либо воздействиями извне, представляет относительно устойчивое целое, которое не допускает внедрения несвойственных ассоциации элементов, не являющихся закономерными ее компонентами при данных условиях, т. е. засорение чуждыми для ассоциации элементами в таком случае невозможно. Но такой естественный растительный покров очень чувствителен к внешним воздействиям: бессистемная пастьба скота, несвоевременное сенокошение, деятельность землероев легко могут вызвать нарушение его целости, облегчающее внедрение видов, чуждых ассоциации, и привести к засорению. Такую картину засорения представляют очень ценные по существу субальпийские и альпийские луга всего Кавказа, с давних пор используемые человеком как летние пастбища и сенокосы. В результате мало сохранилось в настоящее время сенокосных субальпийских лугов и летних пастбищ, не подвергшихся в той или иной степени засорению. Так, по данным исследований Н. А. и Е. А. Буш в Юго-Осетии (1936) из 80 выделенных и описанных ими луговых ассоциаций только 28 не подверглись ясно выраженному изменению.

Все это заставляет заострить наше внимание на явлении засорения. Этот вопрос актуален в связи с требованиями, предъявляемыми животноводству в настоящее время. Поэтому естественно, что Юго-Осетинский Горно-луговой Стационар Академии Наук СССР уделяет много внимания вопросу засорения лугов и изучению биологии и экологии сорной растительности и выяснению морфологии отдельных ее представителей, работая как в условиях естественной обстановки на лугах, так и на специальном опытном участке.

Ближайшие к Стационару субальпийские луга, с которыми мне удалось детально познакомиться, изобилуют сорняками в высшей степени. Эти сорняки необычайно быстро и массами распространяются. В этом отношении наши луга нельзя рассматривать, как исключение, а засоренность характерна для всех горных лугов Кавказа в результате долголетнего влияния бессистемного хозяйства. На наших лугах очень большого обилия и широкого распространения достигают *Veratrum Lobelianum* Bernh., *Cirsium macrocephalum* CAM. и *C. obvallatum* (MB.) DC. На этих трех важнейших и наиболее злостных сорняках мы и остановимся. С ними безусловно необходимо бороться до полного их искоренения.

Veratrum Lobelianum Bernh. Чемерица.

Растение из сем. *Liliaceae* Hall., подсем. осенниковых *Menanthioideae* Engl. Из 7 видов р. *Veratrum*, имеющихся во флоре СССР, растет на Кавказе один вид *V. Lobelianum* Bernh., рассматривающийся некоторыми западными авторами как разновидность белой чемерицы *V. album* L. (рис. 1).

Корневище многолетнее, короткое, как бы обрубленное, 1- или 2-, 3-, иногда 4-главое, 5—8 см длиной, до 3 см толщиной, внутри белое, снаружи черное, на верхнем конце с почкой возобновления, всегда окутанное влагалищами старых отмерших листьев. Нижним концом корневище даже у самых молодых всходов, которые удалось найти (вероятно, не моложе 2 лет), отгнивает. Корневище покрыто многочисленными длинными, до 1 м длиною неветвящимися шнуровидными придаточными корнями белого или желтовато-белого цвета. По мере роста корневища старые придаточные корни постепенно отмирают (как и корневище), а новые вырастают несколько выше, так, что они функционируют всего 1—2 года. Поэтому на корневище всегда можно видеть их живыми и отгнивающими и сосчитать, сколько лет корневищу до уровня отгнивания (рис. 2). Растение цветет не каждый год. По Ф л у к и г е р у (Fluckiger) корневище должно развиваться более 10 лет, пока даст цветущий побег (цитируется по В а р л и х у), а по нашим наблюдениям еще дольше, лет до 15—20.

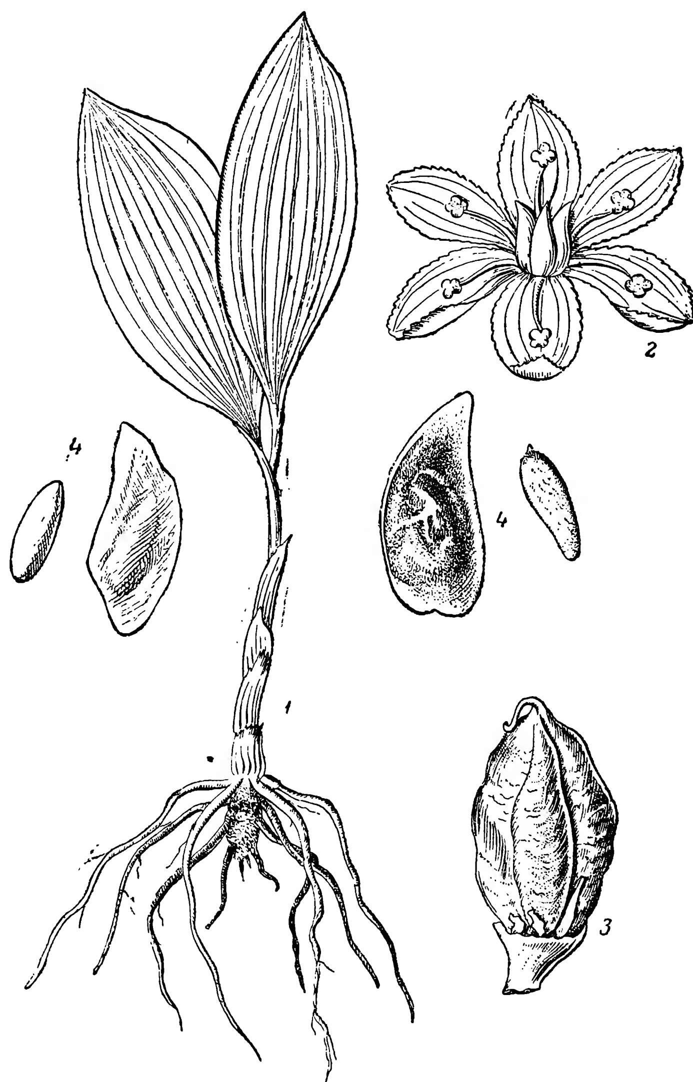


Рис. 1. *Veratrum Lobelianum* Bernh. *1* — молодой нецветущий экземпляр; *2* — цветок; *3* — коробочка; *4* — семя с крылом и без него.

До цветения *Veratrum Lobelianum* развивает только одни очень крупные листья, которые длинными плотно охватывающими друг друга трубковидными влагалищами образуют л о ж н ы й с т е б е л ь вышиною до 1 м и больше. В глубине основания такого «стебля», на верхнем конце корневища помещается треугольная почка желтого цвета. Таким образом почка, выходящая наружу только во-время цветения, всегда оказывается плотно защищенной и зимою и летом влагалищами листьев. Листья многочисленные, крупные, расположенные спирально, с длинным трубчатым влагалищем (самое длинное влагалище у самого верхнего листа у нецветущих экземпляров), бесчерешковые, нижние овальные или овально-широко-эллиптические, 15—25 см длиной и 10—15 см шириной, с тупым концом; верхние продолговато-эллиптические с заостренным концом.

Стебель цветущих экземпляров однолетний, 1—$1^1/_2$ и до 2 м вышины, не ветвящийся, в верхней части коротко-пушистый, покрыт спирально расположенными,

в нижней части длинно-влагалищными, эллиптическими с тупым концом листьями. Средние листья коротко-трубчато-влагалищные (3—8 см длина влагалища), продолговато-эллиптические или продолговатые, кверху постепенно мельчающие, ланцетные, острые, с очень коротким влагалищем, переходящие кверху в сидячие, почти линейные кроющие листики соцветия. Все листья с сильно выдающимися дуговидными жилками, вдоль складчатые, снизу коротко-волосистые.

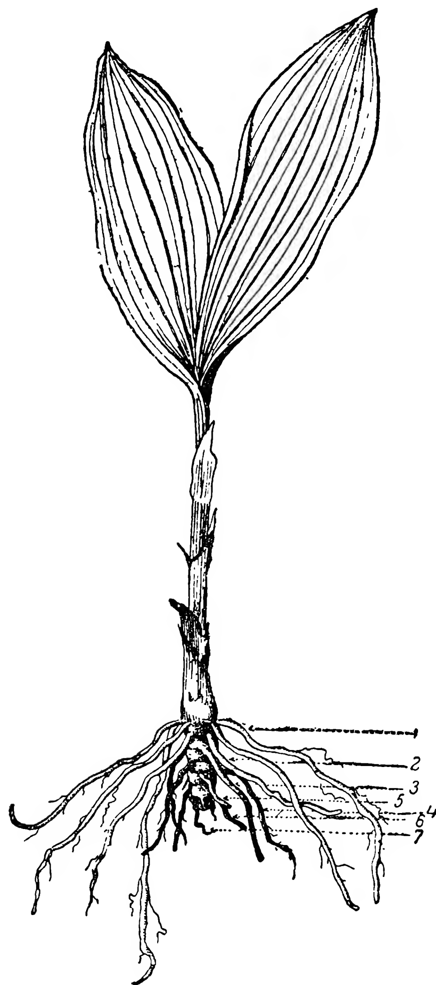


Рис. 2. *Veratrum Lobelianum* Bernh. На живой части корневища можно сосчитать 7 лет. Молодой нецветущий ложный стебель.

Цветы обоеполые, некоторые тычиночные вследствие недоразвития пестика, однополые, на коротких цветоножках или почти сидячие с яйцевидным заостренным прицветником, собранные в верхушечную многоцветковую кисть или составленную из колосовидных кистей метелку длиною 20—60 и до 80 см. Ветви соцветия и цветоножки коротко-пушистые. Околоцветник зеленовато-желтый с курчавыми зубчиками долей, подпестичный, 6-листный, 2-рядный, листочки его 12—14 мм длиною, при основании суженные. Тычинок 6, супротивных листкам околоцветника, прикрепленных к основанию листков. Пыльники прикреплены к нити спинкой, почковидные, вследствие неполной перегородки почти одногнездные, раскрываются снаружи поперек. Пестик из трех сросшихся до середины плодолистиков; завязь — верхняя, сидячая, трехгнездная, с многочисленными в каждом гнезде семяпочками, прикрепленными в два ряда к срединному семеносу. Столбиков три, свободных, поникающих наружу, оканчивающихся тупыми неясными рыльцами. Плод — трехгнездная трехстворчатая, раскрывающаяся по перегородкам многосемянная пленчатая продолговатая коробочка, у основания с остающимся околоцветником.

Семена сплющенно-крылатые, продолговатые, кверху заостренно-однобоко суживающиеся, чаще с остроконечным крылом, в котором семя лежит как бы косо так, что наибольшая лопасть крыла получается кнаружи от концов, блестящие, до 10 мм длины и до 0.5 мм ширины с крылом; семя, вынутое из крыла, матовое, продолговатое, сверху с более заостренным концом, несколько сплющенное, иногда с небольшим продольным желобком с одной стороны, и тогда другая сторона округлая, 4—5 мм длиною и 1—1.5 мм шириною посередине. Семена очень маслянистые, с недифференцированным зародышем.

Цветет в июле — августе (примерно 15 июля — 5 августа). Опыление производится, по нашим наблюдениям, мухой *Bibio marci* L. (определил энтомолог Э. К. Гринфельд — кабинет энтомологии Ленинградского Гос. университета) и обыкновенной *Musca domestica* L. Этих мух всегда можно видеть в большом количестве, ползающих по цветку и собирающих мед, высачивающийся основанием листков околоцветника.

Veratrum Lobelianum распространен очень широко по Союзу.

В равнине он растет на пойменных и влажных лесных лугах, в горах на субальпийских и верхних лесных лугах.

В Европейской части СССР он распространен в районах Карельско-Лапландском, Двино-Печорском, Верхне-Волжском, Волжско-Камском, Верхне-Днепровском, Средне-Днепровском, Волжско-Донском и Заволжском.

В Западной Сибири: в Обском, Верхне-Тобольском, Иртышском, Алтайском.

В Восточной Сибири: в Енисейском, Ангаро-Саянском и Даурском.

На Дальнем Востоке в Зее-Буреинском.

В Средней Азии: в Прибалхашском и Тянь-Шанском районах.

На Кавказе распространен очень широко на слегка влажных субальпийских и верхних лесных лугах Северного Кавказа, Дагестана, Западного, Восточного и Южного Закавказья.

Вне Союза *Veratrum Lobelianum* свойствен средней Европе, Средиземью и западным Балканам.

Veratrum Lobelianum характеризуется очень быстрым развитием. Он быстро проходит все фенологические стадии. Начинает вегетировать еще под снегом, и только что освободившаяся весною из-под снега черная земля покрывается его крупными шишковидными ростками. На 10—15 день он уже достигает полного роста, и экземпляры, способные цвести, выбрасывают цветочный стебель. *Veratrum Lobelianum* очень чувствителен к морозу, и первый же заморозок убивает его.

По наблюдениям летом 1936 г. уже в начале августа (4 августа) у всех экземпляров листья пожелтели, и 30 экземпляров отмерли, а 19 августа все нецветущие были побиты заморозком и полегли, цветущие же потеряли половину листьев, но продолжали стоять до снега, и семена их дозревали. В 1937 г. экземпляры *Veratrum Lobelianum* были убиты уже первыми заморозками в конце июля, когда остальные растения не пострадали.

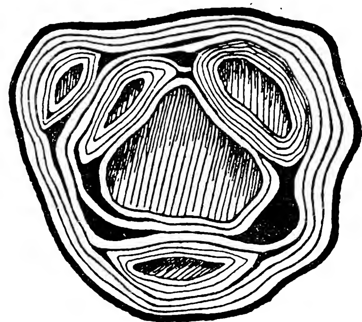


Рис. 3. *Veratrum Lobelianum* Bernh. Поперечный разрез цветущего экземпляра, по бокам — четыре боковых почки.

Кроме семенного возобновления, *Veratrum Lobelianum* размножается также вегетативно, причем очень своеобразно — путем развития боковых почек, на что до сих пор не обращали внимания. Боковые почки вегетативного размножения развиваются у цветущих экземпляров, которых всегда бывает от одного до 3—4 на одном корневище. Закладываются они в год цветения. Эти боковые почки никогда не находятся сбоку корневища, а на самом верхнем его конце с боков цветущего стебля и внутри основания влагалищ листьев (рис. 3).

Дву- или многоглавые корневища впоследствии делаются одноглавыми. Каждая почка начинает развиваться, растет, образует новое корневище, а с нижнего конца корневище продолжает отгнивать обычным путем. Отгнивание доходит до места соединения ветвей корневища. Таким образом получаются два отдельных одноглавых корневища вегетативного размножения. Экземпляры находятся в тесном скоплении, группами. Возникают обильно наблюдаемые куртинообразные заросли по 10—20 и более экземпляров. Такое вегетативное размножение *Veratrum Lobelianum* имеет для этого растения огромное биологическое значение в борьбе за существование, как увидим дальше.

Из боковых почек, развивающихся на следующее лето после отмирания цветущего стебля, вырастает сразу же взрослое вегетативное растение в противоположность семенному возобновлению. Не выяснено еще, через сколько лет цветет эта вегетативная поросль. Во всяком случае, по наблюдениям 1936 и 1937 гг. поросли из экземпляров, цветших в 1936 г., дали в 1937 г. только вегетативные побеги до 80—100 см вышины, но не цвели. Семенное возобновление, напротив, отличается очень медленным развитием. Как выше упомянуто, семенные экземпляры зацветают только через 15—20 лет и достигают полного своего роста постепенно.

Veratrum Lobelianum очень вынослив: всходы его выносят сильную конкуренцию и продолжительное затенение совершенно без вреда для себя. Молодые всходы его встречаются в условиях сильного затенения на самых густых

субальпийских лугах, на лесных полянах с высоким травостоем, в субальпийских березняках с подлеском из *Rhododendron caucasicum* Pall. Под тенью сплошной заросли *Rhododendron caucasicum*, где поселяются такие исключительно теневые растения, как *Listera cordata* (L.) R. Br., *Oxalis acetosella* L., виды *Pirola* и другие, можно видеть *Veratrum Lobelianum*, начиная от самых молодых всходов с 1—2 листиками и кончая очень крупными цветущими экземплярами. Таким образом молодые всходы свободно пребывают под большим затенением в течение 10—13 и более лет, пока выйдут на поверхность заросли кавказского рододендрона, без всякого вреда для себя. Здесь экземпляры даже лучше развиваются, чем на лугах, так как почвенно-грунтовые условия и условия влажности более благоприятны.

Veratrum Lobelianum также очень чувствителен к условиям влажности. С израсходованием талых вод в период отсутствия дождей на более или менее сухих местах (близкое залегание материнской породы, отсутствие влияния грунтовых вод) у чемерицы начинают обгорать нижние листья. Это же наблюдается на более влажных местах с хорошим питанием грунтовыми водами. Чемерица приурочена к небольшим понижениям рельефа с достаточно мощной почвой и с хорошим влиянием грунтовой воды и безошибочно отражает все детали нанорельефа склона, и поэтому она часто распространяется пятнами или лентами, сопровождая эти понижения. Многочисленные описания и почвенные разрезы показали, что бесчемерицевые пятна и полосы на таких склонах, где *Veratrum Lobelianum* покрывает до $^2/_3$ площади склона, являются местами бугристыми, выпуклыми с близким залеганием материнской породы, где отсутствует влияние грунтовой воды. Если материнская порода залегает на глубине 70—80 см и даже глубже 1 м, но если это препятствует снабжению данного участка грунтовой водой (в таких случаях почва на этой глубине гораздо суше), то такие места чемерица избегает. И если все же впоследствии в силу особенности вегетативного размножения она поселяется, то растет плохо (низкорослая) и очень рано начинает желтеть. Но это обстоятельство нисколько не мешает ей с течением времени занять и эти места именно путем вегетативного размножения.

Veratrum Lobelianum — очень ядовитое растение.[1] Все его части более или менее ядовиты, больше всего корневище и корни, менее надземный стебель, слабее всего листья. Он известен как лекарственное растение в народной медицине, где отвар и настой растения, особенно корневища, имеют самое разнообразное применение. Для медицинских целей имеют промышленное значение корневище и корни. Для этого чемерицу выкапывают поздно осенью или рано весною до распускания листьев, сушат отдельно корневище и корни, и в сушеном виде они поступают в продажу. Такой товар ценится выше. Корневище *Veratrum Lobelianum* содержит крахмал, сахар, камедь, смолу, жир, красящие вещества, дубильную кислоту, минеральные соли, глюкозид вератрамарин и ряд алкалоидов. Действующим началом долго считался алкалоид вератрин, но, как показали более поздние обстоятельные химические исследования корневища, в нем вератрина вовсе нет, а главным действующим началом является только один протовератрин,—вещество, сходное по своему действию с вератрином, но обладающее большой ядовитостью. Протовератрин ранее принимался за вератрин, добываемый теперь из семян мексиканской чемерицы *Veratrum sabadilla*. Протовератрин принадлежит к весьма сильным ядам. Нерастворим в холодной воде, но растворим в спирте и эфире. Поэтому при наличии в сене эфироносных растений все сено делается ядовитым. От сушки ядовитое свойство чемерицы не уничтожается. От крепкой серной кислоты срез корневища окрашивается сначала в оранжевый, а затем в кроваво-красный цвет (реакция на алкалоид чемерицы). Действует протовератрин на периферические и центральные органы чувствительной, двигательной и отделительной сферы, сначала возбуждающе, а потом парализуя их. Отравление проявляется в начале слабым возбуждением, затем наступают тошнота, рвота, замедление пульса, столбняк, затрудненное дыхание.

По литературным данным, скот чемерицу обычно не трогает, а в случае поедания наблюдаются признаки отравления. Скот заболевает и даже подыхает. Имеются указания, что овцы и свиньи едят чемерицу без вреда для себя. Наблюдалось поеда-

[1] Цитируется на основании приведенной в конце статьи литературы.

ние чемерицы лошадьми тоже без вреда. Крупный рогатый скот в сыром состоянии ее не ест, в сухом же в малом количестве, по наблюдениям сельских хозяев, она не смертельна. Но от высыхания протовератрин не изменяется. Имеются разноречивые указания о действии ядовитых начал *Veratrum Lobelianum* в различные периоды и на различные породы сельскохозяйственных животных. В Юго-Осетии, в Северной Осетии и в Балкарии население считает чемерицу ядовитой.

Veratrum Lobelianum относится к числу бесспорно вредных, ядовитых растений и несомненно не имеет никакого кормового значения, кроме отрицательного. Вред, приносимый чемерицей кормовому хозяйству, не исчерпывается только ее ядовитыми свойствами. Хозяйственно полезное и вредное значение различных растений определяется не только непосредственной пользой или вредом их, но и влияниями косвенного характера, значением нежелательных видов в травостое фитоценоза. В этом



Рис. 4. Поперечный разрез через травостой луга (схема распределения корневых систем).

1—Pimpinella rhodantha Boiss.; *2—Swertia iberica* F. et M. *3—Alchemilla Grossheimii* Juz.; *4—Veratrum Lobelianum* Bernh.; *5—Geranium silvaticum* L.; *6—Veronica gentianoides* Vahl.; *7—Leontodon hastilis* L.; *8—Betonica grandiflora* Steph.; *9—Polygonum carneum* C. Koch.; *10—Campanula collina* MB.; *11—Trifolium canescens* W.

отношении геоботанические и фитоценологические исследования производительной способности растительного покрова показали колоссальное отрицательное влияние *Veratrum Lobelianum* на насыщенность местообитания, понимая под нею максимальное использование данной ассоциацией ресурсов местообитания вообще и для данной хозяйственной цели в частности (накопление единицы хозяйственно-полезного сухого вещества за определенное время). *Veratrum Lobelianum* является мощным фактором в фитоценозе, и его появление вызывает коренные изменения травостоя в отрицательном порядке (рис. 4).

Общее уменьшение урожайности, а также увеличение содержания сорных и балластных растений в травостое идет параллельно с увеличением количества *Veratrum Lobelianum*, и страдает в первую очередь основа луговой растительности —

злаки — лучшие кормовые растения. Злаки отступают как дернообразователи, как основа травостоя.

Весовое участие *Veratrum Lobelianum* в травостое достигает очень больших размеров. По данным укосов учетных феноплощадок на засоренном чемерицей лугу правого борта Среднего Эрманского ущелья на одну чемерицу приходится больше 50% веса сырого укоса. Укос взят 23 июля 1936 г. с 1 м² на средне-засоренном участке. Вес сырой массы 2 кг. в том числе вес чемерицы 1.3 кг, т. е. 65%. Это наблюдается на средне-засоренном участке, где чемерицы 700—750 шт. на 100 м.² Мы находили ее свыше 800 шт. на такой же площади.

Необходимо было выяснить, как изменяется травостой луга после удаления чемерицы, чтобы получить конкретные данные для суждения о роли чемерицы в фитоценозе. Для этой цели нами проведена серия опытов.

Летом 1936 г. были заложены учетные феноплощадки на различных засоренных фитоценозах по 100 м² и рядом с ними контрольные площадки тех же размеров. На первых площадках *Veratrum Lobelianum* был удален выдергиванием (682—700 шт.) 6 июля, и взяты первые укосы. Вес сырой травы оказался 10.2 т на 1 га. Сырой вес вторых укосов, взятых 23 июля, дал в среднем 16 тонн на 1 га, т. е. 60% прироста за 16 дней. В первую очередь значительное улучшение дали злаки.

Еще более показательные результаты дали расширенные опыты летом 1937 г. Были взяты серии укосов с учетных феноплощадок.

1. Укос с площадки в 100 м², где 24 июля 1936 г. было удалено 827 шт. чемерицы с почкой возобновления подкапыванием. При этом неизбежно нарушался дерн очень сильно. Укос взят 23 июля 1937 г. С 1 м² сырой вес 900 г.

2. Площадка, расположенная выше первой, тоже в 100 м². Удалено 688 шт. 1 июля 1937 г. Сырой вес укоса 800 г. Несмотря на то, что здесь дерновый слой совершенно не нарушался, укос на 100 г меньше. Это объясняется тем, что первая площадка стояла без чемерицы с 24 июля 1936 г., а вторая только 23 дня, т. е. с 1 июля 1937 г. по 23 июля 1937 г.

3. Укос с контрольной площадки, где чемерица растет. Сырой вес укоса 2 кг с чемерицей, считая без нее 700 г.

4. Чемерица удалена осенью 1936 г. выдергиванием, а весною 1937 г. удалены стебли, выросшие из почек, не вынутых при выдергивании. Вес сырого укоса 900 г.

Кроме этих цифровых данных, непосредственные наблюдения и зарисовки разрезов через травостой показывают с исключительной убедительностью, что чемерица не только отнимает пространство на лугу у полезных растений, но и угнетает, затеняет их, отнимая влагу и питательные соли. Понятно, почему после удаления чемерицы травостой быстро оправляется и увеличивает массу сена.

Veratrum Lobelianum приурочен к высотам от 1800 до 2700 м в Центральном Кавказе, встречаясь обычно на мезофильных субальпийских лугах. Однако он настолько пластичен и вынослив и настолько способен конкурировать с другими растениями, что растет и в очень устойчивых ассоциациях не только луговых, как на злаково-разнотравных субальпийских лугах, в Festucetum variae, но и в кустарниковых, как в Rhododendretum caucasici, и в лесных, например, в Betuletum herbosum, в Betuletum rhododendrosum и в Betuletum herboso-rhododendrosum.

Случаи наступления *Veratrum Lobelianum* на такую очень характерную и устойчивую ассоциацию, как Festucetum variae, нередки. Ниже приводится случай, описанный мною на левом борте конца Среднего Эрманского ущелья. Высота 2550 м 13 июля 1937 г. Склон на северо-восток. Снизу к ассоциации Festucetum variae примыкает субальпийский сенокосный луг, засоренный чемерицей. Отсюда, где склон более пологий, идет наступление *Veratrum Lobelianum*. В этой части *Festuca varia* растет плохо, торчит кое-где среди заросли чемерицы; низенькие дернины очень тонкие, мало цветущие. Видна зона взаимного захождения этих двух ассоциаций. Ясно видна постепенная деградация ассоциации Festucetum variae под влиянием *Veratrum Lobelianum*. На деградированной части ассоциации Festucetum variae вместе с чемерицей массами появляются ее спутники. Чем выше мы поднимаемся по склону, тем более и более ассоциация Festucetum variae принимает нормальный вид, дает сплошной дерновый слой, с хорошо выраженными горизонтальными рядами, как это обычно наблюдается. Здесь *Veratrum Lobelianum* либо

еще отсутствует, либо стоит кое-где единично (семенное возобновление). Зная биологические особенности вегетативного размножения чемерицы, можно не сомневаться, что здесь мы имеем дело именно с наступлением *Veratrum Lobelianum* на Festucetum variae, а не наоборот.

Из своих первоначальных очагов, с подножий склонов, чем дольше по времени, тем шире и выше распространяется чемерица, и в настоящее время распространение ее принимает катастрофические размеры. В случае непринятия в ближайшее время самых решительных мер по уничтожению ее, чемерица обратит в негодность обширные площади сенокосных лугов, где имеются условия, благоприятные экологии сорняка.

Описанный характер корневой системы и вегетативного размножения *Veratrum Lobelianum* показывает, что он не обладает способностью особенно быстро и далеко распространяться вегетативным путем помощью корневища, но его вегетативное размножение способствует чрезвычайно густому росту и долговечности.

Продукция семян у *Veratrum Lobelianum* достаточно велика. При произведенном у некоторых экземпляров подсчете числа семян в соцветиях средней величины и более крупных их оказалось от 2500 до 4920 шт. Парусность зачатков такова, что они переносятся ветром в большом количестве не на далекое расстояние. Этим, должно быть, объясняется отмеченный случай на правом борте Среднего Эрманского ущелья, где у подножия склона на расстоянии 2—5 м от более или менее прямой границы заросли *Veratrum Lobelianum* имеется большое количество молодых всходов; чем дальше от заросли, тем всходы моложе и наоборот. Двигаясь вдоль этого края, я мог очень быстро набрать большое количество посадочного материала для питомника сорняков нашего стационара. Но при сильном ветре происходит распространение и на большое расстояние.

Вследствие этих биологических особенностей, т. е. чрезвычайно медленного развития, небольшой силы рассеивания зачатков ветром, требовательности к влажности субстрата для прорастания зачатков *Veratrum Lobelianum* не может особенно быстро расселяться на далекие расстояния, но завоевывает новые территории довольно медленно, упорно овладевая ими, основательно и прочно закрепляет их за собою. В последнем способствуют ему особенности вегетативного размножения. Но надо иметь в виду, конечно, что при таком массовом распространении на больших площадях, как это наблюдается в районе Эрмани, возможность рассеивания семян ветром на новую площадь в большом количестве уже может принять большой размах.

Распространение чемерицы на новые места происходит исключительно семенами. Поэтому уничтожение цветущих экземпляров до обсеменения с целью предупреждения ее дальнейшего расселения безусловно принесло бы огромную пользу. Это следует считать началом борьбы с *Veratrum Lobelianum*, пока будут приняты меры для полного уничтожения его, что потребует более продолжительного времени. Позднее сенокошение, имеющее место в нашем районе, оставление при сенокосе групп цветущих экземпляров и мест сильного засорения чемерицей недопустимы, так как этим обеспечиваются очаги семенного материала. Уничтожение цветущих экземпляров следует производить в начале зацветания, так как в это время трава еще невысокая и меньше будет страдать от вытаптывания. Это безусловно даст существенный результат для предупреждения дальнейшего распространения чемерицы. Конечно, нечего ждать от этого полной гибели ее. *Veratrum Lobelianum*, как многолетнее корневищное растение, уничтожить таким «измором» или, как некоторые рекомендуют, систематическим скашиванием в начале вегетационного периода, ни в коем случае нельзя, этим ее не уничтожить никогда. Срезанный в начале вегетации вровень с поверхностью земли *Veratrum Lobelianum* не отрастает в тот же вегетационный период, а на следующий год будет развиваться опять попрежнему.

Учитывая все биологические особенности на основании наших наблюдений и опытных данных и необходимость искоренения *Veratrum Lobelianum*, мы рекомендуем удаление каждого стебля непременно с почкой возобновления, что влечет гибель чемерицы навсегда. Но здесь затруднение в том, что выдергивание просто руками дает небольшой процент удаления почки возобновления, запрятанной в земле на глубине 5—15 см. Выкапывание экземпляров чемерицы недопустимо, так как при

этом нам пришлось бы разрыть весь луг, и кроме того, разрушая дерновый слой, мы рискуем потерей всего почвенного слоя, или, по крайней мере, еще худшим засорением луга.

Для производства работы по полному искоренениию чемерицы мы предлагаем очень простой и в техническом отношении доступный инструмент в виде ботанической копалки, изготовленной специально для этой цели. Копалка должна быть очень прочная, с толстой ручкой, чтобы легко было держать ее в руке и чтобы она не набивала руку. Длина лезвия копалки должна быть 25 см, лезвие — с острым ровным нижним концом, передней вогнутой стороной, равной приблизительно $^1/_3$ круга трубы диаметром 3 см и шириной 2—2.5 см. Размер ширины копалки важен для того, чтобы не портить луг, а также довести до минимума сопротивление трением при производстве работы.

Такая копалка запускается по стеблю под корень чемерицы правой рукой, одновременно отгибая левой рукой растение в противоположную сторону, чтобы лучше видеть направление копалки. В таком случае копалка перережет корневище растения как раз ниже почки возобновления, и его можно вытащить с нею. Если корневище идет прямо вниз или косо в другом направлении, необходимо нагнуть копалку нажатием на ручку в сторону от растения. Тогда конец копалки упрется в корневище и все равно перережет его в нужном месте без особого труда и уменья. Здесь важна прочность копалки, чтобы она не гнулась и не ломалась. Работу следует производить весною, когда корневище более сочное и хрупкое, что облегчает работу; кроме того, в это время травостой луга очень низкий и не будет мешать, и не так будет портиться луг. При этом способе имеется полная гарантия удаления почки, не оказывая никакого вреда дерновому слою почвы. Таким путем один рабочий при среднем прилежании может очистить от чемерицы площадь в 100 м ^{2} за один час с обилием ее на этой площади 700 штук.

Cirsium macrocephalum CAM (*C. munitum* Boiss.—*C. pugnax* S. et Lev.—*C. pugnax* var. *araneosum* S. et Lev.). Татарник большеголовый.

Многолетник с очень большим корневищем. Стебель прямой, обычно неветвистый, до 40—80 см вышиной, крепкий, буровато-опушенный, одноглавый, реже 2—4-главый. Листья сверху шиповато-шероховатые, снизу паутинисто-серые, с крепкими, обычно желтоватыми колючками, прикорневые черешковые ланцетные, перисто-раздельные на ланцетные двураздельные шиповатые дольки; стеблевые продолговатые, стеблеобъемлющие, с более длинными шиповатыми лопастями. Соцветие — верхушечная корзинка, довольно крупная, 3—6 см ширины, полушаровидная, окутанная приближенными верхушечными листьями. Все цветы в корзинке трубчатые, обоеполые, отгиб венчика до середины 5-раздельный. Листья обвертки паутинистые, с крепкой, прямой, с слегка косо торчащей колючкой, корзинка густомохнатая. Плод — семянка (рис. 5) с длинною, легко опадающей летучкою. Летучка состоит из многорядных растопыренно-перистых волосков, внизу соединенных в колечко. Семянка без летучки 6 мм длины, 2.5 мм ширины, продолговатая, сжатая с боков, окаймленная утолщением — валиком с выдающимся посредине бугорком. Средний вес семянки без летучки 0.00262 г (взвешивались 100 шт. семянок). Всхожесть семян очень хорошая. Семядоли всходов (рис. 6) обратно-яйцевидные, с нижней стороны с хорошо заметной средней жилкой, со слегка заостренным концом, без колючек, к основанию семядоли сужены в короткий широкий черешок. Первая

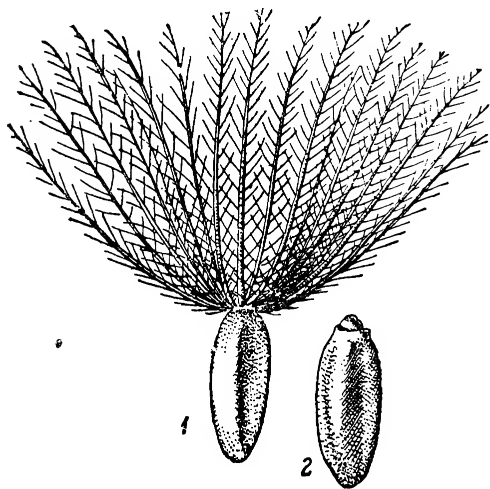


Рис. 5. *Cirsium macrocephalum* CAM. Семянка с летучкой и без летучки.

пара листьев овально-ланцетные, заостренные, по краям и на конце с желтоватыми колючками на небольших зубчиках, сверху шероховато-шершавые, усеянные короткими шипиками, снизу бело-войлочные. Первое лето всходы образуют более или менее приподнимающуюся кверху розетку из 3—6 листиков, с главным корнем до 20 см длиною, уходящим вертикально в землю, покрытым многочисленными разветвлениями.

Цветет в июле—августе. Размножается семенами и вегетативно корневыми отпрысками. Вегетативное размножение особенно развито на вытаптываемых местах, где растение терпит угнетение. Плодоношение могло бы быть очень большим, но корзинки почти всегда поражены вредителями-гусеницами, и плоды, за малым исключением, бывают выедены ими, особенно у первых наиболее крупных корзинок. Семянки легко опадают и, уцелевшие от вредителей, обычно склеены выделениями гусениц, отчего анемохория зачатков бывает сильно ослаблена. Но анемохория все-таки имеет место, особенно к осени (к этому времени деятельность вредителей ослабляется). Семянки, натыкаясь на какой-либо посторонний предмет, легко освобождаются от летучки и падают на землю, засоряя новые территории.

Cirsium macrocephalum — очень грубое колючее во всех частях растение, один из вредных сорняков на днищах ущелий, на выбитых местах, на более или менее ровных сильно выпасаемых террасах и моренах, при дорогах субальпийской и альпийской полос. Образует здесь большие заросли. *Cirsium macrocephalum* обычно встречается на таких местах вместе с другим видом — *Cirsium obvallatum* (MB.) DC. Попадается и на каменистых местах, но при этом своими длинными, в несколько метров длины, корневищами достигает уровня грунтовых вод. Скот его совершенно не трогает и избегает места, засоренные им, в силу большой колючести растения. Места, засоренные *Cirsium macrocephalum*, приходят в совершенно непригодное для хозяйства состояние, и некоторые кормовые травы, сохранившиеся при нем, не выпасаются.

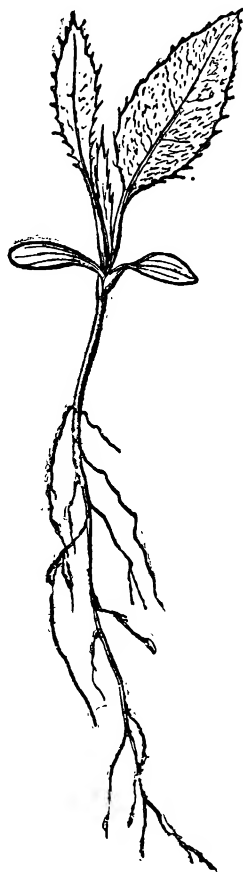


Рис. 6. *Cirsium macrocephalum* CAM. Всход.

Из сделанных мною описаний лугов с сильным засорением *Cirsium macrocephalum* видно, что общее число видов на таких лугах значительно меньше, чем на незасоренных субальпийских лугах, иногда даже вдвое меньше (вместо, например, 67 на 100 м^2 всего 34). Кроме того, вместе с *Cirsium macrocephalum* за счет полезных растений развиваются такие сорняки, как *Poa annua* L., *Nardus stricta* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Cerastium arvense* L., *Ranunculus anemonefolius* DC., *Capsella bursa pastoris* (L.) Medic., *Brunella vulgaris* L., *Lamium album* L., *Cirsium obvallatum* (MB.) DC., *Matricaria inodora* L., *Lapsana grandiflora* MB. и др. Такую картину представляют, например, днища всех ущелий района Эрмани и придорожные пространства, где больше всего ходит скот, окрестности населенных пунктов и террасы склонов, где идет интенсивная пастьба и застаивается скот.

Cirsium macrocephalum обычно не поднимается очень высоко по склону, и сплошные его заросли пока ограничены указанными местами, где он может господствовать совместно с *Cirsium obvallatum* (MB.) DC. Его ассоциации исключительно антропогенного происхождения, и его распространение связано с бесхозяйственностью человека.

Вид *Cirsium macrocephalum* следует разделить на две биологические формы, встречающиеся в зависимости от условий произрастания:

1) луговую биологическую форму f. *pratensis* m. на сенокосных субальпийских и лесных лугах, где нет слишком интенсивной пастьбы скота и вытаптывания, и

2) пасторальную биологическую форму f. *pastoralis* m. на сильно выбитых и вытаптываемых местах, где *Cirsium macrocephalum* более или менее угнетается.

В зависимости от того, с какой из этих двух биологических форм имеем дело, могут быть применены совершенно различные меры борьбы с ними.

1. *Cirsium macrocephalum* на субальпийских сенокосах, где нет большого вытаптывания скотом, встречается отдельными куртинами по 5—25 шт. надземных стеблей из одного корневища. Корневая система у таких экземпляров состоит из корневища и главного корня, уходящего вертикально в землю, а верхняя часть корневища с почками возобновления находится на глубинах 3—15 см, а иногда и до 30 см. Выше корневой шейки имеется утолщение в виде кулака, деревянистое, с многочисленными остатками отмерших надземных стеблей и с большим количеством спящих глазков. В таких случаях, как показали опыты, бороться с татарником большеголовым сравнительно легко. Нужно вскрыть лопатой дернину вокруг такого кустика, обнажить корневую шейку и перерезать ее и таким образом удалить всю стеблевую часть корневой системы. После такой операции следует засыпать ямку снова и прикрыть аккуратно сверху дерниной, вынутой квадратом. Этот квадрат должен быть возможно минимального размера во избежание эрозии при таком нарушении дернового слоя, особенно на крутых склонах. Такой опыт был произведен летом 1936 г. в 15 местах. Подрезка была произведена на глубинах 15—35 см от поверхности (в зависимости от глубины залегания корневой шейки). Число надземных стеблей у опытных экземпляров 3—22 шт. Толщина корневища на срезе 1.8—3 см в диаметре. При проверке опытов летом 1937 г. оказалось, что во всех случаях опыта корневища начали гнить, и не было никаких признаков появления стеблей из каких-либо спящих глазков. Но черенки корневища из различных глубин длиною 10—15 см, посаженные на разрыхленной почве грядок сорного питомника стационара на глубине 10 см, дали много побегов из спящих глазков. Гибель в условиях опыта с подрезыванием в таком случае следует объяснить не отсутствием спящих глазков на этих глубинах, а неблагоприятными условиями, в которые они попадают в полевой обстановке. Следовательно, такой метод борьбы с *Cirsium macrocephalum* на субальпийских сенокосах может быть рекомендован.

2. Много сложнее борьба с *Cirsium macrocephalum* на выбитых местах, где он подвергается сильному угнетению вытаптыванием. В силу этого он здесь образует другую биологическую форму в смысле строения корневой системы и вегетативного размножения. Вместо одного вертикального корневища, как это мы видели у луговой формы, корневище стелется горизонтально на глубине 3—10 см, давая сплошное сплетение. Во многих местах оно покрыто подземными почками, дающими только 2—3 листика, торчащих над землею. Такая корневая система способна усиленно разрастаться вегетативным путем и образовать целые заросли татарника пятнами более или менее округлого очертания. По мере завоевывания территории вширь настолько густо, что скот уже не будет заходить в эти заросли, в центре заросли уже начинают появляться и цветущие стебли. В таких случаях выбирать корневища татарника ручным путем, как в предыдущем случае, никакой возможности не представляется, и это привело бы к тому, что мог быть перекопан руками весь засоренный луг. Поэтому наиболее целесообразно перепахать такое засоренное место возможно глубже и тщательно выбрать все корневища обязательно. При этом, конечно, необходимо строго избегать вспашки более или менее покатых склонов, чтобы не было снесения почвенного слоя водою. Для искоренения зарослей *Cirsium macrocephalum* на более или менее крутых склонах, где распашка недопустима, по условиям крутизны склона, следует рекомендовать тот же ручной способ, но таких мест вообще немного.

Имеются на Стационаре наблюдения, что на распаханных местах луга очень обильно развиваются ценные кормовые виды из тех, которые до распашки встречались единично в примеси и были заглушены сорняками и пастьбой. Но все-таки следует практиковать засевание распаханных мест заранее заготовленными и соответственно подобранными травосмесями, что предупреждает появление других сорняков и ускоряет олуговение. Первые годы распаханные места ни в коем случае не должны выпасаться.

Cirsium obvallatum (MB.) DC.

Многолетник. Почти голое или с опушенными по главной жилке листьями бледножелтоватое растение. Стебель простой или наверху немного ветвистый, облиственный, 60—100 см вышиною. Листья жестковатые, продолговатые, или продолговато-ланцетные, более или менее глубоко перисто-раздельные или -надрезные на многочисленные треугольно-ланцетные колюче-пильчатые сегменты с мелко колюче-зубчатым краем, с обеих сторон голые, с выдающимися снизу жилками, заканчивающимися колючками; прикорневые листья черешковые, стеблеобъемлющие, с ушками. Многоцветковые верхушечные корзинки скучены на конце стебля, реже одиночные, окруженные уменьшенными, редуцированными до тонких перисто-раздельных колючек верховыми листьями, превышающими корзинки. Корзинка яйцевидная, средней величины, около 20 мм ширины; листочки обвертки ланцетные, прижатые, наружные пленчато расширенные, оканчиваются небольшою колючкою, внутренние на конце пленчатые. Цветок обоеполый. Отгиб венчика до середины 5-раздельный, беловатый. Семянка (рис. 7) гладкая, сжатая с боков или округлая. Хохолки летучки многорядные, вверх оттопыренно-перистые, у основания спаянные в колечко, очень легко опадающие. Семянка без летучки 4 мм длины и около 1.7 мм ширины. Средний вес ее 0.0026 г (взвешивалось 100 шт.). Средний коэффициент парусности без летучки 2.8, с летучкой 195 000. Всхожесть семян очень хорошая. Семядоли всходов (рис. 7) овальные или овально-продолговато-яйцевидные, постепенно переходящие в черешок, голые, края гладкие, кончик тупой, закругленный, с обеих сторон с более или менее хорошо заметной средней жилкой. Первая пара листьев овально-яйцевидная или обратно-овально-яйцевидная, с обеих сторон голая, края зубчатые, усаженные колючками.

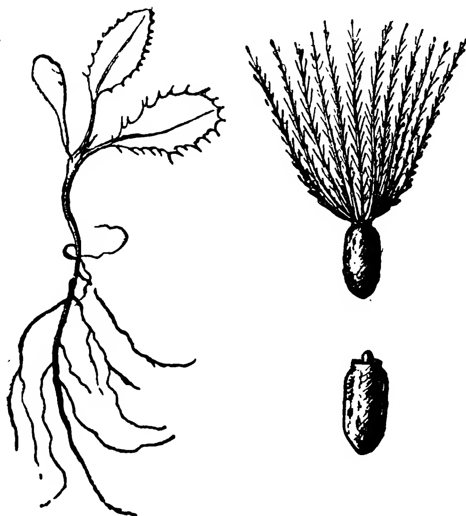


Рис. 7. *Cirsium obvallatum* (MB.) DC. Налево — всход, направо — семянка с летучкой и без летучки.

Cirsium obvallatum — грубый колючий широко распространенный сорняк субальпийских и альпийских лугов Кавказа, обычный на довольно влажных лугах и лесных полянах, а также на выбитых местах, днищах ущелий и на террасах, образуя здесь сплошные заросли вместе с *Cirsium macrocephalum*. Очень неприхотлив к условиям существования. Амплитуда колебания экологических условий — от влажных лугов до самых сухих каменистых мест и гребней. Не страдает от непосредственного воздействия пастьбы, так как скот его не трогает совершенно и даже избегает соприкосновения с ним.

Цветет и обильно плодоносит в июле—августе. Размножается исключительно семенами. Корневая система пучковатая, корневища нет. Семянки, снабженные летучкою, очень хорошо разносятся токами воздуха, засоряя все новые и новые места. Поэтому в отличие от *Cirsium macrocephalum* распространен очень широко на всех лугах, независимо от высоты места над уровнем моря. Засорение им лугов непосредственно связано главным образом с пастьбой скота и несвоевременным сенокошением, вызывающим нарушение естественного растительного покрова. Особенно губительное действие оказывает ранне-весенняя и поздне-осенняя пастьба скота, так как в это время луга бывают наиболее влажными, и дерновый горизонт легко подвергается разрушению ногами скота, что влечет обнажение субстрата, облегчающее внедрение сорняков. Поэтому фитоценозы, засоренные *Cirsium obvallatum*, обычно бывают переполнены также и другими обычными нашими сорными и балластными видами. Более широкое его распространение объясняется биологическими особенностями:

обильным плодоношением, хорошим рассеиванием зачатков, прекрасной всхожестью семян и неприхотливостью к условиям обитания.

Приведу описание луга, засоренного *Cirsium obvallatum*, описанного 17 июля 1936 г. на правом борте Нижнего Эрманского ущелья, западный склон. Засоренность средняя.

Anthoxanthum odoratum L.	3
Phleum alpinum L.	2
Trisetum flavescens MB	2
Avena pubescens L.	1
Bromus variegatus MB.	1
Carex aequivoca Krecz.	1
Luzula sudetica DC.	1
Veratrum Lobelianum Bernh.	1
Rumex acetosa L.	1
Anemone narcissiflora L.	1
Ranunculus caucasicus MB.	3
Trifolium ambiguum MB.	4
Geranium silvaticum L.	4
G. ibericum Cav.	3
Carum carvi L. et var. *roseum* Trautv.	3
Swertia iberica F. et M.	
Myosotis alpestris Schm.	
Betonica grandiflora Steph.	2
Veronica gentianoides Vahl.	2
Pedicularis condensata MB.	2
Cephalaria caucasica Litv.	4
Knautia heterotricha C. Koch	3
Campanula collina MB.	2
C. glomerata L.	1
Solidago virga aurea	2
Gnaphalium silvaticum L.	1
Inula glandulosa MB.	3
Cirsium obvallatum (MB.) DC.	3
C. macrocephalum CAM.	1
Lapsana grandiflora MB.	2

Как видим, растительный покров сильно засоренный, вторичный, на месте прекрасного первичного луга, на что указывают сохранившиеся еще ценные кормовые злаки и клевер *Trifolium ambiguum* MB.

Можно видеть ряд эколого-феноценотических вариантов засоренных субальпийских пастбищных и сенокосных лугов с участием *Cirsium obvallatum*, обогащенных другими сорными и балластными растениями в соответствии с условиями их местообитаний. На мезофильных лугах много *Trollius caucasicus* Stev., *Anemone narcissiflora* L., *Geranium silvaticum* L., *G. ibericum* Cav., *Ligusticum alatum* MB., *Eleutherospermum chrysanthum* S. et L., *Inula grandiflora* W. и др. Там, где немного посуше, больше *Festuca varia* Haenke и *Betonica grandiflora* Steph. Встречаются также мозаичные сочетания пятен *Nardus stricta* L., кочек *Festuca varia* Haenke, групп *Cirsium obvallatum* (MB.) DC. и в промежутках *Betonica grandiflora* Steph. и др.

Cirsium obvallatum — растение горных мезофильных лугов.

Его можно встретить на самых различных местообитаниях в сочетании с другими сорными и балластными видами на различных по степени засоренности лугах.

Литература

1. Варлих. Русские лекарственные растения. СПб., 1899. — 2. Рытов М. В. Русские лекарственные растения. I и II. СПб., 1914. — 3. Уткин Л. А. Народные лекарственные растения Сибири. Москва, 1931. — 4. Гаммерман. Практическое руководство по фармакологии. Ленинград, 1933. — 5. Буш Н. А. и Е. А. Растительный покров восточной Юго-Осетии и его динамика. Производительные силы Юго-Осетии. V. Изд. СОПС Академии Наук СССР. Серия Закавказская, 1936. — 6. «Флора СССР». Т. IV.

G. P. KWARAZCHELIA

Zur Morphologie, Biologie und Oekologie der wichtigsten Unkräuter von Kaukasischen Bergwiesen

Zusammenfassung

Die Arbeit ist in Jahren 1936 und 1937 auf der Süd-Ossetischen Bergwiesenstation unter Leitung von Professor N. A. Busch durchgeführt.

Der Verfasser hat die Morphologie, Biologie und Oekologie von *Veratrum Lobelianum* Bernh., *Cirsium macrocephalum* CAM. und *C. obvallatum* (MB.)DC. ausführlich untersucht.

Neue Tatsachen über Wachstum, Vermehrung und Verbreitungsvermögen dieser Pflanzenarten haben dem Versasser die Möglichkeit gegeben auch zuverlässige Massregeln für totale Vernichtung dieser wirtschaftlich schädlichen Pflanzen zu rekommandieren. Diese Unkräuter sind auf subalpinen Wiesen des Kaukasus sehr verbreitet, und ihre zunehmende Verbreitung stellt eine ernste Gefahr für die Viehzucht vor. Darum ist die Bekämpfung dieser Unkräuter durchaus notwendig.

В. ПОДДУБНАЯ-АРНОЛЬДИ

Ускоренный метод эмбриологического исследования

С 8 рисунками

(Получено 10 XII 1937)

В селекционно-генетических работах с растениями нередко приходится сталкиваться с вопросами скрещиваемости — нескрещиваемости, стерильности и фертильности и т. д., упирающимися в цито-эмбриологические исследования. Благодаря этому эмбриологический метод исследования так же, как и цитологический за последнее время все чаще и чаще начинает применяться при генетико-селекционных работах с растениями. В связи с этим появляется потребность в разработке более скорых и простых методов исследования, для возможно более быстрого решения тех или иных вопросов и для быстрого исследования нередко большого материала.

В эмбриологии ускоренные и упрощенные методы исследования прежде всего стали применяться для исследования пыльцы и ее прорастания на искусственной среде и на рыльцах. Эти исследования оказываются совершенно необходимыми при решении вопросов фертильности и стерильности пыльцы, при выяснении характера опыления, скорости роста пыльцевых трубок и созревания мужских оплодотворяющих элементов — спермиев, при различных скрещиваниях, для выяснения способности прорастания пыльцы одного рода, вида, или разновидности на рыльцах другого. Готовая пыльца, окруженная грубой и толстой экзиной, нередко при резании на микротоме перерезается с трудом, либо совсем не разрезается. Кроме того, оболочка ее при этом так закрашивается красками, особенно при окрашивании железным гематоксилином, что ее невозможно бывает отдифференцировать, благодаря чему пыльца является недоступной для исследования. При ускоренном методе исследования, заключающемся в окрашивании уксуснокислым кармином, пыльца из раздавленных или лопнувших пыльников помещается в каплю насыщенного раствора кармина в 45% уксусной кислоте, в котором и рассматривается после предварительного нагревания препарата на слабом огне, а в ряде случае и просветления при помощи хлоралгидрата.

Уксуснокислый кармин фиксирует и одновременно окрашивает содержимое пыльцевых зерен, оставляя неокрашенными оболочки. Этот способ, впрочем, можно применять и после предварительной фиксации пыльников со зрелой пыльцей, например, в фиксаторе Карнуа. Употребляя ацетокарминовый метод, ряд исследователей (Леван, Хасегава и др.) изучали первое деление в пыльцевом зерне, причем ими была доказана возможность изучения морфологии хромосом на этой стадии, что значительно облегчено здесь благодаря гаплоидному числу хромосом, хорошему их расположению и некоторой укороченности по сравнению с таковыми в соматических клетках.

Пользуясь этим методом, я исследовала пыльцу многих растений на разных стадиях спермиогенеза; особенно хорошие препараты удавалось получить с пыльцей разных злаков (ржи, пшеницы, ячменя и др.), сложноцветных (тау-сагыз, кок-сагыз, хондриллы, цикория и др.) и лилейных (лука, лилий и др.).

Приготовить этим способом препарат — одна минута, и если есть необходимость, можно, применяя его, быстро исследовать большой материал. На препаратах, приготовленных этим способом, несмотря на отсутствие разрезания ее на тонкие срезы при помощи микротома, пыльца в большинстве случаев окрашивается очень хорошо и является вполне пригодной для детального исследования. При этом обычно очень легко и быстро удается установить стадии развития пыльцы и качество ее, легко подсчитать число хромосом и различить их морфологию, легко отличить хорошо

выполненные пыльцевые зерна от пустых, стерильных, в случае наличия частичной или полной стерильности. Однако о фертильности пыльцы во многих случаях не удается решить по внешнему виду, поэтому критерием фертильности пыльцы обычнй считается способность ее к прорастанию. Но и этот критерий далеко не всегда является надежным, так как по одному прорастанию пыльцы нельзя судить о способности ее к оплодотворению, о наличии в ней нормальных спермиев. Более надежным является изучение процесса образования и развития мужского гаметофита до конца, т. е. до образования спермиев, изучение процессов, происходящих в пыльцевой трубке и характера спермиев. Эти исследования особенно важны при изучении гибридов мутаций и растений, подвергавшихся разным воздействиям: температурой, Х-лучами и т. д.

При проращивании пыльцы на искусственной среде применяются различные среды; особенно употребительными являются смеси определенных частей агар-агара или желатины, воды, сахара, белка, молочной кислоты и других веществ. Проращивание можно производить в чашках Петри, на предметах и покровных стеклах. При проращивании пыльцы требуются определенные условия влажности, температуры и освещения, различные для разных объектов. В моих опытах по проращиванию пыльцы на искусственной среде она лучше всего прорастала на 1% растворе агар — агара + 10—15 г сахара, при комнатной температуре (15—20°). На этой среде я прорастила пыльцу многих растений (конопли, мака, табака, картофеля, томата, лука, ржи, гороха, вики, чины, люпина, фасоли и др.). Особенно хорошо и быстро в моих опытах прорастала пыльца бобовых: гороха, вики, чины, люпина, фасоли.

Ускоренный метод изучения пыльцы на искусственной среде особенно удачно был применен Т р а н к о в с к и м (1930, 1931). Сущность его метода заключалась в проращивании пыльцы в 10% агар-агаровой среде с сахаром, нанесенной на предметные стекла, в фиксации препаратов жидкостью Навашина, в окрашивании их железным гематоксилином и изучение образования спермиев на полученных таким образом тотальных препаратах пыльцевых трубок. Позднее (1936) мною был предложен еще более упрощенный и ускоренный метод, отличающийся от метода Т р а н к о в с к о г о тем, что для фиксации и окрашивания проросшей пыльцы я применяла не фиксатор Н а в а ш и н а и окрашивание гематоксилином Г е й д е н г а й н а, а ацетокармин, который одновременно производил фиксирование и окрашивание. Приготовленные этим способом тотальные препараты пыльцевых трубок, несмотря на быстроту и простоту метода, по качеству получаемых картин нисколько не уступают методу Т р а н к о в с к о г о. Применяя этот метод, я исследовала условия прорастания пыльцы, а также скорость и характер образования спермиев у многих растений, как нормальных, так и гибридов, а также подвергавшихся воздействию Х-лучей. При исследовании прорастания пыльцы у мака, гороха, фасоли, люпина, вики, кок-сагыза и др. мною обнаружено, что пыльца у них обычно хорошо выполнена, однородна и прорастает почти на 100%. В тех случаях, когда пыльца двухъядерного типа, как у бобовых и у мака, образование спермиев происходит в пыльцевой трубке примерно через 24 часа после посева пыльцы на искусственную среду. На рис. 1 показано прорастание на искусственной среде пыльцы гороха (*Pisum sativum*), причем в пыльцевых трубках уже видно наличие двух спермиев округлой формы — эта картина получена через 24 часа после посева пыльцы на искусственную среду.

При исследовании прорастания пыльцы конопли (*Cannabis sativa*), картофеля (*Solanum tuberosum*) и ржи (*Secale cereale* L.) мною была обнаружена частичная стерильность, причина которой, однако, мною не исследовалась. По своему внешнему виду пыльца у многих рас этих видов не однородна, среди хорошо выполненных обнаружены и пустые пыльцевые зерна, которые не прорастают; поэтому прорастание пыльцы здесь далеко не стопроцентное. Процент жизнеспособности пыльцы я не определяла для этих растений, но сделать это при этом методе очень легко, если подсчитать число проросших и непроросших пыльцевых зерен и пыльцевых трубок, не имеющих спермиев и имеющих их. Аналогичная стерильность обнаружена мною и у межвидовых гибридов в родах *Lathyrus* и *Taraxacum*. У гибридов чины и одуванчика пыльца морфологически неоднородна, большее количество ее не прорастает

или прорастает, но неспособно к оплодотворению из-за отсутствия образования спермиев. Только в небольшом количестве пыльцевых трубок были обнаружены нормальные спермии, способные к оплодотворению. Исследование влияния X-лучей на пыльцу гороха (*Pisum sativum*), табака (*Nicotiana*



Рис. 1. Прорастание пыльцы *Pisum sativum* на искусственной среде; в ряде пыльцевых трубок видно по два спермия.

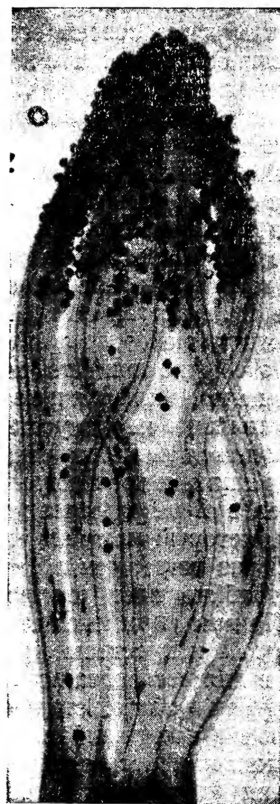


Рис. 2. Прорастание пыльцы на рыльцах и рост пыльцевых трубок внутри тканей столбиков у *Linum usitatissimum*.

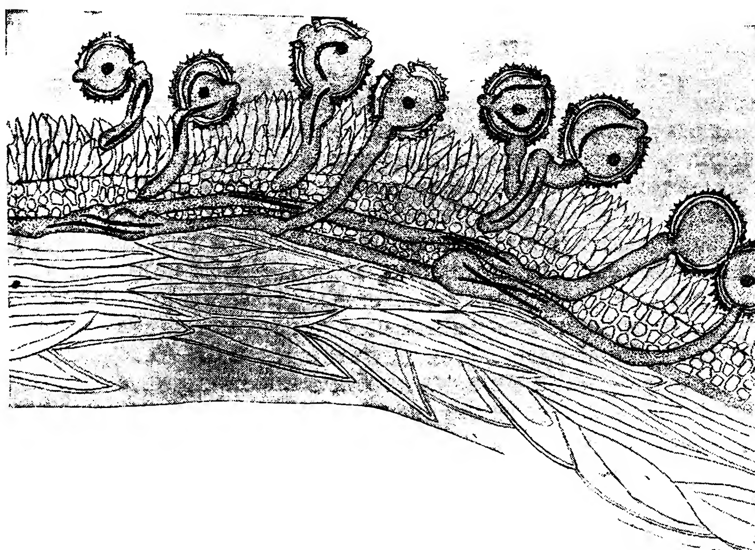


Рис. 3. Прорастание пыльцы на рыльце у *Taraxacum kok-saghyz*.

tabacum L., *N. rustica* L.), лука и традесканции (*Allium cepa* L. и *Tradescantia virginica* L.) обнаружило, что различные дозы, даже большие не влияют на нормаль-

ный рост пыльцевых трубок, не нарушают нормальный ход деления генеративного ядра или даже совсем его останавливают и вызывают дегенерацию. Такая пыльца вследствие отсутствия в ней образования спермиев неспособна к оплодотворению и является стерильной. Таким образом сильные внешние воздействия, как например воздействия большими дозами X-лучей, вызывают частичную или полную стерильность пыльцы.

Вышеописанным способом, как мы видим, очень легко и просто выяснить вопрос о состоянии и качестве пыльцы, установить стадии развития мужского гаметофита, во времени установить процент жизнеспособности пыльцы. Поэтому желательно, чтобы этот метод шире вошел в практику генетико-селекционных работ, чтобы генетики и селекционеры при исследовании гибридов и при выяснении вопросов фертильности и стерильности у разных растений не ограничивались исследованием одного мейозиса при образовании пыльцы и в лучшем случае готовой пыльцы, как это обычно принято, но производили исследование развития мужского гаметофита в целом, включая и конечные стадии спермогенеза, прибегая к методу проращивания пыльцы на искусственной среде. Однако не следует забывать, что нельзя ограничиться лишь изучением прорастания пыльцы на искусственной среде. Необходимо также и исследование прорастания ее на рыльцах, так как вследствие различия условий результаты могут быть различными, что уже отмечено Вульфом (1935), который показал, что пыльцевые трубки *Narthecium ossifragum* в культуре в 5—6 раз шире, чем в столбиках, что деление генеративного ядра в культуре и в столбике идет различным образом.

Помимо применения упрощенных методов для исследования прорастания пыльцы на искусственной среде делались также попытки применения упрощенных методов для исследования прорастания пыльцы на рыльцах и прохождения пыльцевых трубок в тканях столбика. Я не имею возможности перечислять здесь все произведенные в этом направлении попытки, остановлюсь лишь на некоторых из них. Американский исследователь Бухгольц (Buchholz, 1931) для изучения прорастания пыльцы на рыльцах и в столбиках *Datura* сдирал кожицу с рыльца и столбика, после чего подвергал их обработке молочной кислотой, которая вызывала мацерацию тканей, и благодаря этому ему удалось выделить пыльцевые трубки, которые затем окрашивались при помощи magenta или anilin-red.

Другой способ, предложенный Шох-Бодмером (Schoch-Bodmer, 1932) для длинных столбиков, заключается в том, что опыленные рыльца с небольшим участком столбика отрезаются и помещаются во влажную камеру. Здесь через некоторый промежуток времени пыльцевые трубки дорастают до конца отрезков и далее растут свободно, вне тканей столбика, что значительно облегчает их изучение.

Харечко-Савицкая (1929), русская исследовательница, опыленные рыльца сахарной свеклы окрашивала метиленблау, в результате чего ей хорошо удавалось наблюдать прорастание пыльцы на рыльце. Окрашивание опыленных рылец метиленблау производилось и другими исследователями. Так, например, Л. Н. Кохановская при помощи этой краски окрашивала опыленные рыльца картофеля, а А. С. Татаринцев (1935) разработал методику окрашивания этой краской опыленных рылец у различных плодовых и ягодных растений (у груши, яблони, малины, боярышника, земляники и др.). Чтобы получить возможно более хорошие результаты, он фиксировал опыленные рыльца ее столбиками в 3% формалине, затем раздавливал их покровным стеклом и окрашивал раствором метиленблау в дестиллированной воде в концентрации от 0.01—0.1%. Эта методика, по словам А. С. Татаринцева, дает блестящие результаты и может широко войти в практику генетико-селекционных работ.

Из других методов окрашивания пыльцевых трубок в тканях рыльца и столбика следует упомянуть окрашивание их при помощи котон-блау, применявшееся Уоткинс (Watkins, 1935) и др., для окрашивания опыленных рылец злаков: пшеницы, ржи и др. При этом методе краска растворяется в смеси равных частей молочной кислоты, глицерина, фенола и дестиллированной воды. В этой смеси, называемой лактофенолом, материал окрашивается и фиксируется. Этой же смесью, но без котон-блау, производится дифференцировка. После окрашивания можно сделать постоянные препараты, причем приготовляются они обычным путем. Этот

метод применялся с успехом и Л. Н. Кохановской при исследовании опыленных рылец пшеницы.

Андерсен и Сакс (Andersen and Sax, 1934) для изучения прорастания пыльцы на рыльцах и в столбиках у видов *Tradescantia*, и независимо от них автор настоящей статьи для изучения аналогичных процессов у советских каучуконосов *Scorzonera tau-saghyz* Lipschiz et Bosse и *Taraxacum kok-saghyz* Rod., а также у льна *Linum usitatissimum* L., употребляли ацетокармин. Мой метод заключается в том, что опыленные рыльца вместе со столбиками вышеупомянутых видов я помещала в чистый 45% раствор ацетокармина или смесь ацетокармина с глицерином в равных частях и затем после предварительного подогревания на слабом огне рассматривала препараты. После фиксации и окрашивания этим способом рылец и столбиков можно приготовить обычным способом препараты, заключив их в канадский бальзам или глицерин-желатину.

Вследствие того, что рыльца и столбики исследовавшихся мною растений достаточно тонки, мне удавалось получить достаточно хорошее просветление тканей и окрашивание содержимого пыльцевых трубок. Этот метод представляет большие преимущества перед методом парафинирования и резания на микротоме, так как он очень прост и быстр и позволяет наблюдать пыльцевые трубки неразрезанными на всем их протяжении от рыльца до конца столбика. Особенно хорошие препараты мне удалось получить у льна (рис. 2). На каждом из 5 рылец льна прорастает много пыльцевых зерен и в каждый из 5 столбиков входит много пыльцевых трубок, но далеко не все из них доходят до зародышевых мешков. В столбиках льна у многих пыльцевых трубок мы видим на концах большие или меньшие вздутия, которые, повидимому, указывают на приостановление роста и своеобразную закупорку, которая в дальнейшем приводит, повидимому, к отмиранию этих трубок. Единственным недостатком этих препаратов льна является то, что спермии в пыльцевых трубках различимы с большим трудом и видны крайне неясно, так как очень слабо окрашиваются ацетокармином.

В этом отношении значительно более удовлетворительные картины были получены мною у *Scorzonera tau-saghyz*, у *Taraxacum kok-saghyz* и межвидовых гибридов в роде *Taraxacum*. Здесь хорошо окрашивалась не только плазма, но и спермии, которые легко обнаруживались не только в пыльце, но и в пыльцевых трубках (рис. 3).

Вышеописанным методом изучения прорастания пыльцы на рыльце и прохождении пыльцевых трубок в тканях столбика я широко пользовалась при выяснении характера опыления советских каучуконосов тау-сагыза и кок-сагыза, а также при межвидовой гибридизации в роде *Taraxacum*. Пользуясь этой методикой, я установила, что тау-сагыз и кок-сагыз являются растениями преимущественно перекрестно-опыляемыми, хотя у них не исключено и самоопыление. Кроме того, мною установлено, что пыльца ряда нормальных в половом отношении видов *Taraxacum* (*Taraxacum serotinum* Dt., *multiscaposum* Schischk., *bessarabicum* H. M. и *caratavicum* Schischk)., а также ряда партогенетических видов (*Taraxacum hybernum* Dt., *brevicorniculatum* Korol., *officinale* Wigg. и др.) прорастает на рыльцах *Taraxacum kok-saghyz*. В свою очередь мною также установлено, что пыльца кок-сагыза прорастает на рыльцах многих видов *Taraxacum*, как нормальных в половом отношении (*Taraxacum serotinum*, *multiscaposum*, *bessarabicum*, *caratavicum* и др.), так и партеногенетически размножающихся (*Taraxacum hybernum*, *microspermum* Schischk., *officinale* и др.). При исследовании межвидовых гибридов в роде *Taraxacum*, которые отличаются большой стерильностью, мною установлено, что на рыльцах гибрида лучше прорастает пыльца родительских видов, чем собственная. На рис. 4 мы видим участок рыльца гибрида *Taraxacum kok-saghyz* × *Taraxacum multiscaposum*, опыленного пыльцей матери (т. е. *T. kok-saghyz*). Несмотря на успешное применение описываемого здесь метода исследования пыльцевых трубок, следует отметить, что применение его ограничено, так как он может быть применен главным образом к нежным, тонким небольшим рыльцам и столбикам. В случае наличия массивных рылец и столбиков просветление тканей, а также окрашивание их ацетокармином и обнаружение пыльцевых трубок, проходящих в глубокой толще тканей, делается весьма затруднительным, а может быть непреодолимым. Несмотря на нали-

чие ряда ускоренных и упрощенных методов исследования прохождения пыльцевых трубок в тканях рыльца и столбика, их еще недостаточно, а кроме того, они еще не вполне совершенны и широко применяемы. Вследствие важности применения ускоренных и упрощенных методов для изучения прорастания пыльцы на рыльцах при установлении самофертильности и самостерильности при скрещивании разных родов, видов и форм между собой, для установления характера поведения пыльцы в той или иной комбинации скрещиваний, а в связи с этим объяснения результатов скрещиваний — следует заниматься дальнейшей разработкой и усовершенствованием таких методов.

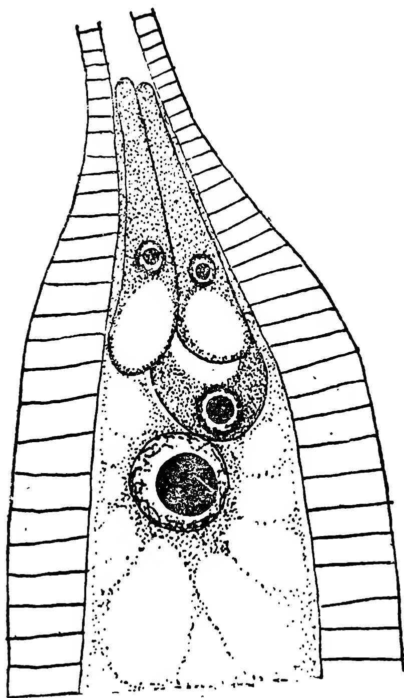


Рис. 4. Верхняя часть зародышевого мешка (яйцевой аппарат и вторичное ядро зародышевого мешка) у *Linum usitatissimum*.

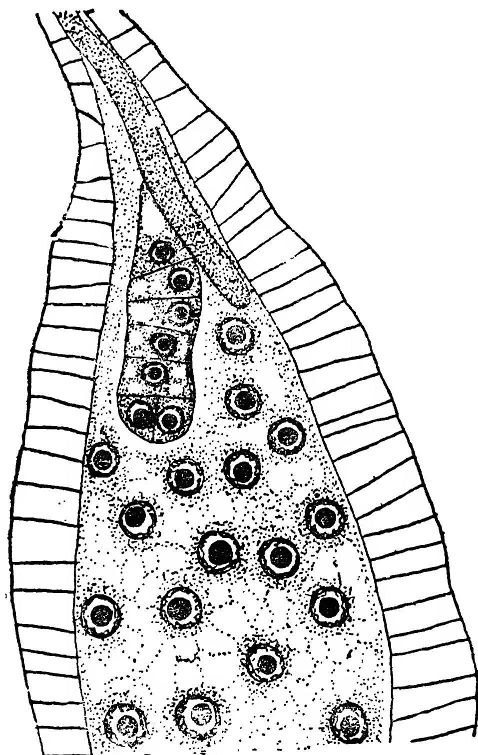


Рис. 5. Семиклеточный зародыш и многоядерный эндосперм у *Linum usitatissimum*.

Успешное применение ускоренных и упрощенных методов для изучения как начальных, так и конечных стадий развития мужского гаметофита, для изучения прорастания пыльцы на рыльцах и роста пыльцевых трубок в тканях рыльца и столбика, натолкнули меня на мысль попробовать применение аналогичных методов и для изучения развития женского гаметофита и особенно зародыша. Изучение этих моментов также играет немаловажную роль при выяснении вопросов стерильности и фертильности, при объяснении результатов скрещивания. Применение ускоренных и упрощенных методов для исследования этих моментов дело значительно более трудное, чем для исследования мужского гаметофита, так как развитие женского гаметофита и зародыша происходит в значительно более плотных и трудно отделимых, а подчас и неотделимых тканях семяпочки; особенно это затрудняется при наличии массивных семяпочек, что бывает нередко. Следует отметить, что до сих пор мне не удалось полностью преодолеть вышеприведенные затруднения, не удалось при помощи ускоренного и упрощенного метода рассмотреть мейозис при образовании макроспор и развитие зародышевого мешка, но готовый зародышевый

мешок и разные стадии развития зародыша удалось рассмотреть очень хорошо.

Для ускоренного и упрощенного метода исследования этих моментов, как и других, я применила смесь ацетокармина с глицерином в равных частях; в эту смесь помещались вынутые из завязи семяпочки целые или разрезанные. После нагревания препаратов на слабом огне и извлечении пузырьков воздуха при помощи надавливания на покровное стекло препараты исследовались под микроскопом; при этом благодаря просветлению и окрашиванию были обнаружены довольно четкие и ясные картины (рис. 5, 6, 7, 8).

Готовый зародышевый мешок и начальные стадии развития зародыша рассматривались на льне. Эта часть работы произведена старшим научным сотрудником лаборатории генетики ВИРа А. И. Лутковым, которому я приношу за это свою благодарность. А. И. Лутков занялся постановкой у льна опытов по воз



Рис. 6. Зародыш и эндосперм у *Taraxacum kok-saghyz* на третий день после опыления.



Рис. 7 Зародыш и эндосперм у *Taraxacum kok-saghyz* на четвертый день после опыления.



Рис. 8. Зародыш и эндосперм у *Taraxacum kok-saghyz* на шестой день после опыления.

действию высокой температуры на зиготу в целях удвоения числа хромосом и получения тетраплоида. Для этих опытов чрезвычайно важно знать развитие зародыша во времени, особенно необходимо знать, когда происходит первое деление зиготы. Никаких данных по этим вопросам в литературе по льну не было. А. И. Лутков решил сам получить соответствующие данные, использовав для этого предложенный мною ускоренный метод эмбриологического исследования. И действительно ему удалось установить, когда наступает первое деление зиготы, как происходит развитие зародыша во времени. Затем, воздействуя высокой температурой примерно в тот момент, когда должно происходить первое деление зиготы, он получил тетраплоидное растение, имевшее 64 хромосомы вместо обычных 32. Как происходило исследование ускоренным методом развития зародыша у льна? Из завязи льна извлекались семяпочки, разрезались при помощи бритвочки «Жилет» и помещались в каплю ацетокармина. Если срезы проходили удачно и были достаточно тонкими, то в них очень хорошо были видны готовые зародышевые мешки и разные стадии развития зародыша. Единственным недочетом при этом являлось то, что срезы очень скоро перекрашивались, и картина становилась неясной. Однако время сохранения их

было вполне достаточным для того, чтобы успеть рассмотреть срезы и зарисовать их. Зародышевый мешок у видов льна исследовался рядом исследователей, которые установили, что он нормальный восьмиядерный, причем антиподы очень скоро отмирают. На рис. 4 изображена часть зародышевого мешка льна перед оплодотворением. В нем хорошо видны яйцевой аппарат и вторичное ядро зародышевого мешка; антиподы в количестве трех к этому моменту уже отмирают, поэтому они отсутствуют здесь. Самых первых стадий развития зародыша зарисовать не удалось, поэтому мы приводим здесь последующие стадии. На рис. 5 мы видим зародыш льна, имеющий семь клеток и верхнюю часть зародышевого мешка с рядом свободно лежащих ядер эндосперма. Помимо зародыша и эндосперма в зародышевом мешке льна очень хорошо удалось видеть присутствие пыльцевых трубок; последние у льна удавалось легко обнаружить при микропиле семяпочки и в стенках завязи.

Еще лучше, чем изучение готового зародышевого мешка и самых начальных стадий развития зародыша у льна, мне удалось изучение более поздних стадий развития зародыша у льна и советских каучуконосов: *Taraxacum kok-saghyz* и *Scorzonera tau-saghyz*, а также у других видов *Taraxacum* и у межвидовых гибридов в роде *Taraxacum*. Несмотря на наличие у этих видов довольно толстой и массивной семяпочки, на поздних стадиях развития зародыш и эндосперм у них хорошо окрашиваются и легко просвечивают через окружающие ткани: на более ранних стадиях у этих видов не удалось при помощи ускоренного метода рассмотреть зародыш и эндосперм, а также и готовый зародышевый мешок. В жаркую солнечную погоду у кок-сагыза через три дня после опыления зародыш уже принимает форму сердечка, так как к этому времени у него уже начинают образовываться (рис. 8) семядоли, а эндосперм уже заполняет всю полость зародышевого мешка. Развитие зародыша при благоприятных внешних условиях происходит быстро, и на четвертый день после опыления зародыш уже имеет вид, изображенный на рис. 4, а на шестой день зародыш уже является почти вполне сформированным: он имеет вполне развитые семядоли, точку роста стебля и корня (рис. 8), эндосперм при этом уже почти весь вытеснен зародышем.

При опылении рылец кок-сагыза пыльцей других видов *Taraxacum*, развитие зародышей при тех же условиях протекает несколько медленнее, и в ряде случаев они, не доразвившись, дегенерируют, либо зародыши совсем не образуются вследствие выпадения оплодотворения. У межвидовых гибридов в роде *Taraxacum*, благодаря частичной стерильности пыльцы и дегенерации огромного большинства зародышевых мешков и невозможности в связи с этим оплодотворения, крайне редко образуются зародыши, причем в тех случаях, когда они образуются, развитие их идет значительно медленнее, чем у нормальных видов, и в ряде случаев зародыши дегенерируют, не доразвившись. Особенно медленно и ненормально идет развитие зародыша в роде *Taraxacum* при образовании тройных гибридов, т. е. при опылении гибрида новым видом, например гибрида *Taraxacum kok-saghyz* × *Taraxacum multiscaposum*, опыленного пыльцей *Taraxacum serotinum*.

Итак, примененный мною ускоренный метод исследования образования зародыша и эндосперма дает возможность легко и быстро установить развитие зародыша во времени, проанализировать результаты скрещивания, установить, образуется ли гибридный зародыш, и как он развивается в дальнейшем. Однако следует отметить, что описанный здесь ускоренный и упрощенный метод для развития и строения женского гаметофита, а также зародыша далеко не является совершенным, что это лишь первое приближение к будущим успехам и что в этом направлении необходимы еще дальнейшие работы.

Литература

Anderson E. and Sax K. A cytological analysis of self-sterility in *Tradescantia*. Bot. Gaz. 95, № 4, 1934. — Buchholz. J. T. The dissection, staining and mounting of styles in the study of pollen-tube distribution. Stain Technology, № 6, 1931. — Hasegawa N. A cytological study on 8-chromosome rye. Cytologia, 1934. — Hasegawa N. Chromosome studies on the pollen nuclei of some Cereales. The Japanese Journal of Genetics, v. X, № 1, 1934. — Харечко-Савицкая Е. И. Цветение, оплодотворение и различные типы стерильности у *Beta vulgaris* L. Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, т. II, 1930. — Кривенко А. А.

Ацеткарминовый метод цитологического исследования. Соц. растениеводство. Серия А, № 14, 1935. — Levan A. Cytological studies in Allium II. Hereditas, XVI, 1932. — Maheshwari P. and Wolf H. D. Recent advances in Microtechnic I. Methods of studying the Development of the male gametophyte in angiosperms. Stain Technology, v. 2, № 2, 1937.— Poddubnaja-Arnoldi W. Untersuchungen über die Keimung des Pollens einiger Pflanzen auf künstlichem Nährboden. Planta. Bd. 25, Heft 4, 1936. — Поддубная-Арнольди В., Стешина Н. и Сосновец А. Материал к биологии цветения и размножения *Scorzonera tau-saghyz* Lipsch. et Bosse. Ботанический журнал СССР, т. 19, № 4, 1934. — Поддубная-Арнольди В. и Дианова В. Характер размножения некоторых каучуконосных и некаучуконосных видов *Taraxacum*. Ботанический журнал СССР, 1937. — Schoch-Bodmer U. Methode zur Ermittlung der Wachstumgeschwindigkeit der Pollenschläuche im Griffel. Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Ges., 1932. — Татаринцев А. С. Выяснение прорастания пыльцы на рыльце в практике работ по опылению. Научное плодоводство, № 6, 1935. — Транковский Д. А. Метод цитологического исследования пыльцевых трубок и его перспективы. Труды Всесоюзного съезда по генетике селекции, семеноводству и племенному животноводству, т. II, 1930. — Trankowsky D. A. Zytologische Beobachtungen über die Entwicklung der Pollenschläuche einiger Angiospermen Planta, Bd. 12, 1931. — Watkins M. A. Genetic and cytological studies in wheat. Journal of genetics, v. XV, № 3, 1925. — Wulf H. D. Ein Vergleich zwischen Kultur und Griffelpräparaten von Pollenschläuchen von *Narthecium ossifragum*. Beitr. Bot. Centralbl. Bd. 54 A. 1935.

РЕФЕРАТЫ

Schlenker G. Die Wuchsstoffe der Pflanzen. 1937, стр. 106, рис. в тексте 32. (Шленкер, Г. Растительные ростовые вещества.)

Автор в сжатой, но достаточно полной форме излагает состояние вопроса о растительных гормонах до 1936 г. включительно.

Первый раздел посвящен группе ауксинов. Дается подробное описание методики физиологического обнаружения ауксинов, выделение, а также структурные формулы их; имеются четкие рисунки, изображающие инструменты для декапитации и всю технику эксперимента. Интересно указание на новые работы о разрушении у некоторых растений ауксинов энзимами и о влиянии света на это разрушение. Гетероауксин менее подвержен энзиматическому разрушению, чем ауксины. Ларсен выделил из проростков фасоли разрушающие ауксин вещества и нашел, что оно не жаростойко.

В главе о росте корня указано на новую работу Фабера, которому удалось окончательно выяснить, что ростовое вещество может передвигаться в обоих направлениях. Автор приводит также ряд новых работ сотрудников института Бойс-Томпсона о влиянии различных химических веществ на укоренение черенков древесных пород: тисса, падуба. Это имеет большое практическое значение. Подробно изложена методика этих опытов, и приведены убедительные снимки.

Второй раздел посвящен ростовым веществам — биосам и витаминам. Даны обзор литературы, нахождение биоса и влияние его на рост культуры дрожжей и аспергиллуса. Приведена и методика работы по открытию биоса в растительных вытяжках.

Более подробно автор останавливается на новых работах Кёлля и Гааген-Смита о стимулирующем действии биотина и витамина B_1 (анеурина) на рост и прибыль сухого веса у изолированных зародышей гороха. У набухших семян гороха осторожно удалялись семядоли, и изолированные зародыши культивировались в пробирках на желатине, с добавлением солей и сахарозы. В часть пробирок прибавлялось некоторое количество ростовых веществ. Культуры выдерживались в темноте. Через 50 дней опыт ликвидировали. Оказалось, что внесение биотина в концентрации 1 : 125 миллионов способствует удлинению побега на 58%, а сухого веса на 63%. Вытяжка из семядолей гороха также оказала весьма сильное действие на рост и сухой вес. Прибавление витамина B_1 (ансурина) оказало действие не только на рост побега и сухой вес, но и способствовало также более мощному развитию корневой системы. Шленкер утверждает, что эти опыты, безусловно, внесли некоторую ясность в вопрос о действии биоса и витаминов на высшие растения. Однако, он возражает против примененной методики. Высота проростков, получивших ростовое вещество, составляла через 50 дней лишь 5 см; таким образом не следует переносить данных, полученных в столь неестественных условиях, на нормальные условия развития.

Стимуляцию роста витамином С (аскорбиновой кислотой) установили Гаузен и Гавас. Гаузен культивировал горох в стерильных условиях вплоть до цветения. Он нашел, что корни способны поглощать аскорбиновую кислоту из питательного раствора. Через 24 часа после ее внесения содержание ее в проростках было вдвое больше, чем у контрольных. Под влиянием внесения аскорбиновой кислоты усиливается рост в длину, и повышается сухой вес, однако лишь в том случае, если ее вносить на ранней фазе развития, на которой растение еще не вырабатывает ее в оптимальном количестве. Спелые семена гороха не содержат витамина С; при прорастании он образуется в больших количествах в семядолях.

Бургеффу удалось недавно выяснить, что невозможность развития некоторых орхидных вне симбиоза с грибом основана на выделении мицелием гриба биотических ростовых веществ, без которых развитие орхидей невозможно. Бургефф доказал это, вызвав развитие орхидеи вне симбиоза с грибом, применяя в своих опытах только вытяжки из различных грибов, в том числе и дрожжей. Таким образом отпадает теория о специфичности вещества, выделяемого симбиотическим грибом и приспособленности определенных рас грибов к определенным видам орхидных.

Что касается физиологической сущности действия ростовых веществ группы биоса, то все больше и больше накапливаются факты, говорящие в пользу их стимулирующего действия, главным образом, на поглощение веществ. Таким образом, по действию они близки к витаминам, которые не обладают функцией регулировать рост, а подобно микроэлементам имеют значение для нормальной жизнедеятельности организма (Грассман, 1934), вследствие чего отсутствие их нарушает нормальный рост.

В последнем разделе, озаглавленном «Ростовые вещества и развитие высших растений», автор вкратце упоминает о роли ростовых веществ на всех фазах развития растения и дает схему их круговорота.

Молодой проросток развивается при помощи накопленных в семени ростовых веществ. Материнское растение образует на свету ауксины; они накопляются в эндосперме или семядолях, а при прорастании они переводятся из инактивного состояния в активное.

Молодое же растение само вырабатывает в позеленевших семядолях и точке роста ауксин. под влиянием которого осуществляется дальнейший рост стебля, листьев, образуются биосы и витамины, которые на ряду с ауксинами стимулируют развитие.

Интересны данные Мейера о распределении ауксинов в половых органах цветка. В пыльце содержание ауксина очень высокое, в женском органе до оплодотворения ему не удалось обнаружить ауксина; лишь после оплодотворения его содержание начинает быстро возрастать. Очевидно, что с этим связано разрастание завязи после оплодотворения. Дольфус и Густафсон искусственно вызвали развитие плодов, минуя оплодотворение; Густафсон наносил гетероауксин в виде пасты на рыльце кастрированных цветов или срезал столбик пестика и наносил пасту на поверхность среза. У ряда растений: томата, петунии и других под влиянием такой обработки завязь превращалась в плод, конечно не содержащий семян, в то время как контрольные, обработанные водяной пастой, погибали. У томата он получил 24 зрелых плода диаметром от 2.4 до 6.2 см. Содержание воды было лишь на 0.3% выше, чем у плодов, возникших в результате опыления.

В книге также затронут вопрос о стимуляции развития внесением ростовых веществ в почву. Автор упоминает о нескольких исследованиях, произведенных в этом направлении. Результаты получены противоречивые, и выводов на них строить нельзя.

Последние строки автор посвящает вопросу о круговороте ростовых веществ. Высшие растения выделяют биосы, необходимые для развития некоторых грибов, в том числе и на распространенный в почве *Dematium*. Кроме того, известно, что многие грибы выделяют β-индолил-уксусную кислоту. Таким образом высшие растения и почвенные микроорганизмы оказывают взаимное влияние как стимулирующее, так и задерживающее. Работа Вернера выяснила, что азотобактер принадлежит к организмам, сильно нуждающимся в притоке биоса извне. В условиях культуры его рост и способность связывать азот значительно повышаются, если в питательную среду вносить ростовые вещества, извлеченные из дрожжей или некоторых зеленых почвенных водорослей. Следовательно, зеленые почвенные водоросли могут косвенно способствовать обогащению почвы азотом. Боас установил, что некоторые высшие растения (лютиковые) содержат вещества, незначительная концентрация которых вполне задерживает развитие микроорганизмов.

Несмотря на небольшой объем, книжка затрагивает все основные вопросы учения о ростовых веществах.

Приведен обширный список литературы, охватывающий 152 автора и 333 названия, и в этой части книга может служить в качестве библиографического справочника. Из русских работ указаны статьи Холодного, Катунского.

М. Лилиенштерн

ХРОНИКА

Из отчета Государственного Ботанического Общества за 1937 г.

Деятельность Ботанического Общества в 1937 г. состояла, главным образом, в работе общих научных собраний, собраний секции микологии и фитопатологии и комиссий флористической и стационарной.

Таких собраний было 21, из них общих 8, секции микологии и фитопатологии — 1, флористической комиссии — 2, комиссии по стационарным ботаническим исследованиям — 10. На собраниях заслушивались и обсуждались 34 научных доклада. Из них 15 — на общих собраниях, 13 — на собраниях стационарной комиссии, 4 — на собраниях флористической комиссии и 2 — в секции микологии и фитопатологии.

Среди докладчиков — 16 иногородних ботаников (не ленинградцев). На собраниях присутствовало до 70—90 чел. и более (до 117). План, намеченный на 1937 г., в отношении собраний был перевыполнен.

Общее собрание 22 ноября было посвящено 20-летию Великой Октябрьской социалистической революции. На этом собрании были сделаны два обзорных итоговых доклада:

Л. А. Иванов. О применении искусственного света при культуре высших растений в СССР и за границей.

Н. А. Буш. Итоги описательной ботаники за 20 лет советской власти.

Общее собрание 28 ноября было посвящено памяти скончавшегося деятельного члена Ботанического Общества, академика Украинской Академии Наук В. Н. Любименко. Заслушаны были доклады:

1) А. Н. Данилов. Биография В. Н. Любименко.
2) Е. Р. Гюббенет. Работа В. Н. Любименко по пигментам пластид.
3) А. Н. Данилов. Работы В. Н. Любименко по фотосинтезу.
4) И. К. Знаменский. В. Н. Любименко, как общественник и критический деятель.
5) Е. В. Вульф. О деятельности В. Н. Любименко по Никитскому Ботаническому саду.

На общих собраниях в первом полугодии 1937 г. обсуждены следующие доклады (в порядке сообщения):

1) Т. А. Красносельская (Саратов). Физиология яблони в связи с почвенными условиями.
2) М. С. Шалыт (Симферополь). Степи Крыма.
3) Ф. Я. Попович (Харьков). Некоторые данные о растительности Присивашья.
4) А. П. Шенников. 30-летие ботанической деятельности И. А. Перфильева.
5) В. Н. Сукачев. О растительности времен отложения массовых пород.
6) В. Н. Любименко. О гормониальной теории развития высших растений.
7) Л. Е. Родин. Растительность центральных Кара-кумов.

На собрании секции микологии и фитопатологии сделали сообщение:

1) Г. Е. Спангенберг. Стадия яровизации, как фактор устойчивости пшениц к твердой головне.
2) А. М. Еремеева. О новом для Азовско-Черноморского края заболевании хлопчатника.

На собраниях флористической комиссии обсуждены сообщения:

1) Н. А. Буш. Задачи флористической комиссии.
2) А. А. Колаковский (Сухуми). О флоре Абхазии.
3) Н. А. Миняев (Кольская база АН СССР). Реликтовые элементы флоры лишайников восточной Прибалтики.
4) А. К. Макашвили. Новинки адвентивной флоры Закавказья.

На собраниях стационарной комиссии большинство докладов было поставлено для ознакомления с ботаническими работами в заповедниках и других учреждениях, где организованы ботанические стационары. Обсуждение их имело целью согласование и программное объединение этих работ. Таковы доклады:

1) Е. В. Никитиной (г. Фрунзе). Стационарное изучение зимних пастбищ в районе Иссык-куля (стационар Киргизского н.-и. института животноводства).
2) К. В. Доброхотовой (Астрахань). Изучение фитоценозов астраханских заповедников в дельте р. Волги.
3) Ее же. О лотосе в Астраханском заповеднике.
4) Л. Н. Михайловой (Астрахань). О рогозе в дельте Волги (Астраханский заповедник).
5) Л. И. Соснина (Кавказский заповедник). Леса кавказского заповедника и задача их изучения.
6) Н. И. Кузнецова (Мордовский заповедник). Мордовский государственный заповедник, как объект геоботанического исследования.
7) Ф. Л. Запрягаева (Сталинабад). Высокогорные луга Гиссарского хребта и их хозяйственное освоение (работа Таджикской базы Академии Наук СССР).
8) А. М. Леонтьева (Печорский заповедник). Растительность Печорского Государственного заповедника и задача ее изучения.
9) Э. Э. Аникиной (Башкирский заповедник). Задача и программы ботанических исследований в Ботаническом заповеднике.

При обсуждении этих докладов были освещены многие вопросы программы и методики ботанической работы на стационарах и высказаны многочисленные пожелания, которые затем были направлены в Комитет по заповедникам, в самые заповедники и другие стационары. О работе стационарной комиссии в этом направлении помещена особая заметка в Ботаническом журнале СССР (т. 22, 1937, № 3). В том же журнале напечатаны постановления комиссии о некоторых стационарах. Смотр ботанической работы на стационарах много способствовал объединению ботаников, работающих на периферийных станциях, программному согласованию и объединению методики. Другие доклады на собраниях стационарной комиссии касались вопросов методики и теоретических вопросов фитоценологии, в их значении для постановки исследований. Таковы доклады:

1) Е. П. Гусельникова (Иркутск). Об изучении отавности травостоев (с демонстрацией изобретенного и сконструированного автором нового прибора для точного учета отавы).

2) Н. А. Миняева (Кольская база АН СССР). О синузиальном строении растительности.

3) П. И. Курского. Методика исследований засоренности орошаемых полей (из практики исследований в Таджикистане).

4) А. П. Шенникова. Экология, физиология и фитоценология (содержание и отношения).

В отчетном году, как и в предыдущем, Государственное Ботаническое Общество не получало никаких субсидий и располагало самыми скудными средствами (членские взносы, продажа изданий и пр.). Платных сотрудников Общество не имело. Из плановых предположений на 1937 г. не удалось осуществить ботанико-географическую и фитоценологическую экскурсию в Хибины, из-за занятости намечавшихся организаторов ее.

Членов Общества к 1 января 1938 г. числилось 295 человек. В Правлении Общества состояли: акад. В. Л. Комаров (председатель Гос. Бот. Общества), проф. Н. А. Буш (заместитель председателя), проф. В. Г. Траншель (казначей), проф. Л. А. Иванов, проф. В. Н. Сукачев, проф. А. П. Шенников (ученый секретарь).

В конце года при Обществе организована культурно-просветительная секция Гос. Ботан. Общества с целью развить просветительную деятельность Общества и способствовать ознакомлению широких кругов трудящихся с достижениями советской ботаники. В президиум этой секции избраны А. Н. Данилов (председатель) и Е. Е. Знаменский (уч. секретарь).

В течение года в удовлетворении заявлений Куйбышевских и Томских ботаников были приняты меры к организации Куйбышевского и Томского отделений Ботан. Об-ва, но пока ведений об оформлении таковых не поступило.

А. П. Шенников

Конференция в Московском Доме ученых 16—17 марта 1938 г.

16—17 марта 1938 г. состоялась конференция в Московском Доме ученых на тему: «Физико-механические свойства с.-х. растений и механизация».

На конференцию были приглашены, кроме научных работников Москвы, также работники других городов, как проф. В. Ф. Раздорский, из Орджоникидзе, проф. В. Г. Александров, из Ленинграда. В конференции приняли участие работники сельскохозяйственного машиностроения (механизации), биологии, селекционеры, агротехники. Программа конференции была весьма обширной, затрагивающая ряд актуальных вопросов.

Из довольно значительного списка докладов отметим:

В. Ф. Раздорский. Строение и физико-механические свойства растений, как упруго прочных сооружений.

В. Е. Писарев. Селекция и вопросы механизации сельского хозяйства.

Н. П. Кренке. Теория циклического старения растений.

И. В. Крагельский. Физико-механические свойства растительного сырья, как основа расчета с.-х. процессов и машин.

И. Ф. Василенко. Расчет рабочих процессов в с.-х. машинах по физико-механическим свойствам растительного сырья.

В. Г. Александров. О наливе и щуплости зерна пшеницы.

А. Ф. Соколов. Изучение физико-механических свойств колосовых культур для расчета технологического процесса обмолота и сепарации.

Заседания конференции были многолюдными, что указывает на большой интерес среди московских товарищей к теме конференции.

Из докладов ботанического характера наибольшее внимание привлекли доклады В. Ф. Раздорского и Н. П. Кренке. Так как доклады стенографировались и выбрана редакционная комиссия, то можно полагать, что в ближайшее время они будут опубликованы в печати, когда и можно будет ознакомиться с их содержанием.

В. Александров

Ответственный редактор акад. *В. Л. Комаров.*

Технический редактор *Р. С. Волховер.*

Сдано в набор 26 июля 1938 г. — Подписано к печати 13/х 1938 г. — Формат бум. 72×110 печ. лист. 5. — 74240 уч.-авт. л. 8,75 Тираж 3000. — Леноблгорлит № 4345 — АНИ № 1011. — Заказ № 1255.

Типография Издательства Академии Наук СССР, Ленинград, В. О., 9 линия, 12